INVESTIGACION Y CIENCIA

Edición en español de **SCIENTIFIC AMERICAN**



LABERINTO DE ESPEJOS

Agosto 1986
450 PTAS.
(IVA INCLUIDO)

Los espacios en gris
corresponden a publicidad
en la edición impresa

Número 119
Agosto 1986

INVESTIGACION Y
CIENCIA *Edición en español de* SCIENTIFIC AMERICAN

SCIENTIFIC AMERICAN

COMITE DE REDACCION Jonathan Piel (Presidente y director), Timothy Appenzeller, John M. Benditt, Peter G. Brown, David L. Cooke, Jr., Ari W. Epstein, Michael Feirtag, Gregory R. Greenwell, Robert Kunzig, Philip Morrison, James T. Rogers, Armand Schwab, Jr., y Ricki L. Rusting

DIRECCION ARTISTICA Samuel L. Howard
PRODUCCION Richard Sasso
DIRECTOR GENERAL George S. Conn

INVESTIGACION Y CIENCIA

DIRECTOR Francisco Gracia Guillén
REDACCION José María Valderas Gallardo (Redactor Jefe)
Carlos Oppenheimer
José María Farré Josa
PRODUCCION César Redondo Zayas
PROMOCION EXTERIOR Pedro Clotas Cierco
EDITA Prensa Científica, S.A.
Calabria, 235-239
08029 Barcelona (ESPAÑA)

Colaboradores de este número:

Asesoramiento y traducción:

Santiago Torres Martínez: *Fibronectinas*; Ramón Pascual: *¿Es supersimétrica la naturaleza?*; Manuel Puigcerver: *El Niño*; Jesús Palomeque: *El corazón, bomba de succión*; Manuel Crespo: *Selección sexual en los pájaros jardineros*; Conrad Meseguer: *Los modernos molinos de viento*; José Manuel García de la Mora: *Percepción del movimiento aparente*; Luis Bou: *Juegos matemáticos*; J. Vilardell: *Taller y laboratorio.*

Libros:

Francisco Bustelo, Luis Alonso, Fremiot Hernández y Antonio Prevosti Monclús



PORTADA

La fotografía de la portada muestra parte de la Galería de los Espejos del Parque de los Glaciares de Lucerna. Los espejos crean una maraña óptica tan desconcertante que quien desconozca el lugar puede acabar completamente desorientado (véase la sección "Taller y laboratorio", de este número). Lo que a la izquierda de la visitante parece un corredor es mera ilusión creada por una combinación de reflexiones en los espejos. Estos se hallan distribuidos sobre una red de triángulos equiláteros marcada en el piso. Algunos de esos triángulos carecen de espejos; otros tienen uno o, a lo más, dos. Acá y allá, hay elementos decorativos de estilo árabe. En el interior de este laberinto, una persona ve de ordinario un revoltijo de imágenes o uno de los corredores ilusorios.

Suscripciones:
Prensa Científica, S. A.
Calabria, 235-239
08029 Barcelona (España)
Teléfono 322 05 51 ext. 33-37

Condiciones de suscripción:
España:
Un año (12 números):
4950 pesetas (IVA incluido)
Extranjero:
Un año (12 números): 35 U.S. $
Ejemplar atrasado ordinario:
450 pesetas (IVA incluido)
Ejemplar atrasado extraordinario:
575 pesetas (IVA incluido)

Distribución para España:
Distribuciones de Enlace, S. A.
Bruch, 49 - 08009 Barcelona

Distribución para los restantes países:
Editorial Labor, S. A.
Calabria, 235-239 - 08029 Barcelona

Publicidad:
Madrid:
Gustavo Martínez Ovin
Avda. de Moratalaz, 137 - 28030 Madrid
Teléfonos 430 84 81 - 437 12 91
Cataluña:
Paulino Muñoz Victoria
Muntaner, 467-469, 3.º, 3.ª
08021 Barcelona
Teléfono 211 92 45

Controlado por O.J.D.

PROCEDENCIA DE LAS ILUSTRACIONES

Fotografía de la portada de Piergiorgio Sclarandis, Black Star

Página	Fuente	Página	Fuente
9-15	F. Rodríguez, J.R. Medina y Ricardo Génova	67	Hans y Judy Beste
17-18	Richard O. Hynes, Instituto de Tecnología de Massachusetts	71	Laboratorios Nacionales Sandia
19	Kenneth M. Yamada (*arriba*) y Richard O. Hynes, Instituto de Tecnología de Massachusetts (*abajo*)	72-75	Alan D. Iselin
20	Jan Löfberg	76	Solar Energy Research Institute
21	Jean Paul Thiery (*arriba*), George V. Kelvin (*abajo*)	77	Louis V. Divone
22-26	George V. Kelvin	79	Colección Granger
29-36	Gabor Kiss	80-81	Joan Starwood
41-47	Ian Worpole	82	Ronald M. Pickett (*arriba*), Joan Starwood (*abajo*)
51-52	Carol Donner	83	Joan Starwood
53	Ilil Arbel	84	Joan Starwood (*arriba*); Vilayanur S. Ramachandran, Universidad de California en San Diego, y Patrick Cavanagh, Universidad de Montreal (*abajo*)
54-56	Carol Donner	85-90	Joan Starwood
57	Thomas F. Robinson, Universidad Yeshiva	93	Piergiorgio Sclarandis, Black Star
61	Hans y Judy Beste, Animals, Animals	94-99	Michael Goodman
62-66	Barbara L. Gibson		

ISSN 0210-136X
Dep. legal: B. 38.999-76
Fotocomposición Tecfa, S.A.
Almogàvers, 189 - 08018 Barcelona
Fotocromos reproducidos por GINSA, S.A.
Gráfica Elzeviriana, S.A.
Nápoles, 249 - Tel. 207 40 11
08013 Barcelona
Printed in Spain - Impreso en España

Los autores

F. RODRIGUEZ y J.R. MEDINA ("Sustitución de nucleótidos en la evolución del ADN") investigan sobre el tema desarrollado en el artículo en la cátedra de genética de la Universidad de Sevilla. Rodríguez prepara allí su tesis doctoral sobre distancias genéticas entre secuencias de nucleótidos y sustitución de nucleótidos en la evolución del ADN. Medina, que se formó en la Universidad Complutense de Madrid, se incorporó en 1971 al equipo de genética de la hispalense dirigido por el profesor Cerdá Olmedo para trabajar en modelos matemáticos del comportamiento y la genética del hongo *Phycomyces*. En su interés por la modelización en el campo de la genética trabajó, en 1977, en el Laboratoire de Génétique des Populations de la Universidad de París, sobre nuevos modelos cuantitativos del efecto de la mutación recurrente y la deriva genética en poblaciones finitas. Desde 1980 es catedrático de la Universidad de Sevilla.

RICHARD O. HYNES ("Fibronectinas") enseña biología en el Instituto de Tecnología de Massachusetts (MIT), de cuyo Centro de Investigación sobre el Cáncer es también colaborador. Graduado en 1966 por la Universidad de Cambridge, recibió el doctorado por el MIT en 1971. Completó su preparación posdoctoral en la Fundación Imperial para la Investigación del Cáncer con sede en Londres.

HOWARD E. HABER y GORDON L. KANE ("¿Es supersimétrica la naturaleza?") han venido colaborando, desde los últimos años, en el estudio de los fenómenos de altísimas energías en el dominio de las partículas elementales. Haber es profesor adjunto de la Universidad de California en Santa Cruz. Tras doctorarse por la Universidad de Michigan en 1978 prosiguió su formación en el laboratorio Lawrence y en la Universidad de Pennsylvania. Kane es catedrático de física en Michigan. La Universidad de Illinois en Urbana Champaign le confirió el doctorado y la de Johns Hopkins le admitió para realizar sus prácticas de postgraduado. En la actualidad se halla disfrutando de un año sabático en el CERN.

COLIN S. RAMAGE ("El Niño") es catedrático de meteorología en la Universidad de Hawai en Manoa. Desde 1936, año en que entró en el Servicio Meteorológico Neozelandés, desarrolla su actividad profesional en ese campo. Comenzó sus estudios en el Colegio Universitario Victoria de Wellington y, obtenida su graduación académica, pasó en calidad de jefe de servicio a la Real Fuerza Aérea Neozelandesa. Terminado su período de alistamiento, firmó un contrato con el Real Observatorio de Hong Kong. Allí estuvo diez años. En 1956 entró en la Universidad de Hawai. Disfruta ahora de dos años de excedencia especial como consejero científico del director de los Laboratorios de Investigación Ambiental de la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica de los Estados Unidos.

THOMAS F. ROBINSON, STEPHEN M. FACTOR y EDMUND H. SONNENBLICK ("El corazón, bomba de succión) ocupan distintos cargos académicos en la Facultad de Medicina Albert Einstein de la Universidad Yeshiva. Robinson se licenció en física y en química por la Universidad de Nueva York en Albany, doctorándose en biofísica por el Instituto Politécnico Rensselaer, disciplina que hoy enseña en Yeshiva. Factor inició su carrera en el Colegio Queens, adscrito a la Universidad municipal de Nueva York, recibiéndose de doctor por la Facultad Albert Einstein, donde enseña hoy patología y cardiología. Sonnenblick obtuvo su máximo grado universitario en Harvard en 1958. Cumplió allí su período residencial y, de 1963 a 1967, trabajó en el Instituto Nacional del Corazón. En 1975 entró en la Facultad Albert Einstein, que le nombró director de su centro cardiovascular en 1984.

GERALD BORGIA ("Selección sexual en los pájaros jardineros") es profesor auxiliar de zoología de la Universidad de Maryland en College Park. Cursó el primer ciclo universitario en la Universidad de California en Berkeley y se licenció por la de Michigan, que le recibió de doctor en 1978. Después de realizar trabajos de postdoctorado en las universidades de Chicago y Melbourne, accedió a la plaza de profesor auxiliar de la Universidad de Maryland, en 1980.

PETER M. MORETTI y LOUIS V. DIVONE ("Los modernos molinos de viento") han trabajado conjuntamente en el programa norteamericano de investigación en energía eólica. Moretti es profesor de ingeniería mecánica y aeroespacial de la Universidad estatal de Oklahoma. Se formó en el Instituto de Tecnología de California y en la Universidad de Stanford, que le concedió el doctorado en 1965. Después de trabajar en la industria privada durante algunos años, se incorporó a la Universidad estatal de Oklahoma. En 1977 Moretti pidió un año de excedencia para trabajar en el Departamento Americano de Energía, donde colaboró con Divone, quien rige la oficina de tecnología eléctrica solar del Departamento de Energía de los Estados Unidos. Divone se licenció en ingeniería aeronáutica por el Instituto Politécnico de Brooklyn y por el Instituto de Tecnología de Massachusetts. Dirigió el programa federal de energía eólica desde su creación, bajo los auspicios de la Fundación Nacional de Ciencias, hasta su actual incardinación en el Departamento de Energía.

VILAYANUR S. RAMACHANDRAN y STUART M. ANSTIS ("Percepción del movimiento aparente") se interesan por la neuropsicología de la visión. Ramachandran es catedrático de psicología en la Universidad de California en San Diego y colabora además, como asociado visitante, en la sección de biología del Instituto de Tecnología de California. Estudió física en la Universidad de Madrás y se doctoró en neurofisiología por la Universidad de Cambridge. Tras desempeñar diversas tareas académicas postdoctorales entró a formar parte del claustro facultativo de San Diego. Anstis es profesor de psicología de la Universidad de York en Toronto. Se licenció y doctoró por la de Cambridge, donde permaneció luego más de dos años como asociado postdoctoral. A continuación enseñó en la Universidad de Bristol, trasladándose luego a York.

Hace...

José M.ª López Piñero

... doscientos años

Nació en Valencia Lorenzo Boscasa Igual, típico miembro de la generación de científicos españoles cuya trayectoria quedó truncada por el llamado "período de catástrofe" que, a partir de 1808, acabó con el nivel conseguido en nuestro país durante la Ilustración y con las posibilidades que ésta había abierto.

Boscasa estudió medicina en la Universidad de Valencia, donde obtuvo el título de licenciado en 1811. La invasión francesa de la ciudad frustró las posibilidades que se le presentaban como profesor universitario. Tras ejercer como médico en la localidad murciana de Montealegre, se incorporó como titular al Tercer Ejército. Al terminar la Guerra de Independencia volvió a ejercer en diversas poblaciones, pasando por último en 1822 a establecerse en Madrid, donde desarrolló hasta su muerte una notable actividad de clínico y publicista.

La trayectoria científica de Boscasa, como la de todos los miembros de su generación, quedó truncada por la guerra y la dura represión que sufrió la actividad intelectual durante el reinado de Fernando VII. No obstante, realizó una modesta pero eficaz labor de difusión de las nuevas corrientes médicas europeas mediante traducciones que adicionó con notas, capítulos y apéndices propios. Quizá la más importante fue la versión castellana (1821-1827) de los treinta y nueve volúmenes del *Dictionnaire des Sciences Médicales* del editor Panckowcke. De los cinco mil artículos que contiene, tradujo tres mil, completándolos con casi trescientas adiciones originales. También colaboró en la traducción del tratado de patología de Louis Charles Roche y Louis Joseph Sanson (1845) y publicó versiones anotadas y ampliadas del manual de terapéutica de Louis Martinet (1839) y del compendio de anatomía de Jacques Maisonneuve (1837). Este último le sirvió de punto de partida para redactar un *Tratado de Anatomía* (1844), sin duda el mejor texto español sobre la materia durante la primera mitad del siglo XIX. Es una síntesis puramente libresca, pero rigurosa y al día en lo que respecta a la anatomía descriptiva. En cambio, la "anatomía general" continúa basada en la noción de tejido y en las concepciones estequiológicas inmediatamente anteriores a la formulación de la teoría celular. Boscasa contribuyó además, de modo decisivo, a la cristalización de la nomenclatura anatómica castellana contemporánea, que depuró de innumerables galicismos e impropiedades.

A dicha tarea de depuración dedicó un capítulo de su *Tratado* de casi cincuenta páginas, que comienza con una documentada introducción sobre "el lenguaje anatómico en general", en la que examina a grandes rasgos su génesis histórica, así como problemas como la sinonimia o la etimología. Clasifica también los términos anatómicos en "puramente denominativos" y "calificativos" y estudia la relación y la composición de estos dos tipos de vocablos. Se ocupa a continuación de la "traslación de los términos técnicos de una lengua a otra", distinguiendo entre "términos introducidos" y "términos vertidos". La dificultad fundamental la encuentra Boscasa en la labor de versión, ya que tanto la introducción por su carácter automático, como la traducción por su flexibilidad, no plantean los problemas de la versión, del "trasladar el sentido literal o gramatical", al que sin embargo hay frecuentemente que recurrir en todo saber científico que amplía o varía de modo continuo su caudal terminológico. La posición de Boscasa frente a estos problemas es terminante: "En mi concepto los que escriben y enseñan jamás debieran haber perdido de vista la regla siguiente: dado un término en una lengua vulgar, antes de verterlo a otra de las vivas, buscar su equivalente nombre latino para verter de éste y nunca del extranjero vulgarizado".

La mayor parte de las impropiedades que Boscasa critica procedían de la versión directa del francés, realizada muchas veces con un doble desconocimiento: el anatómico y el de la lengua francesa. Con ello aparecen términos no sólo contrarios al genio del castellano, sino que resultan inadecuados e imprecisos desde el punto de vista científico.

A la luz de estas ideas, examina Boscasa la constitución de la nomenclatura anatómica castellana. Alaba el casticismo de los clásicos del XVI, como Valverde, aunque reconoce su abundancia en arcaísmos, que lo hacen inapropiado en una obra moderna. Elogia también el "latinismo" de los tratados anatómicos que, durante la primera mitad del siglo XVIII, habían publicado Porras y Martín Martínez. "Hasta aquí —afirma—, la nomenclatura vulgarizada iba mejorando cada vez más. Pero en 1750 apareció el Licenciado D. Juan de Dios López, cirujano de Familia, con su fatal *Compendio Anatómico*: llámole fatal porque en él está la piedra angular de la corrupción de nuestro lenguaje anatómico." Tan rotunda afirmación carece de paliativos: "¿Por qué se pondría a traducir la obra francesa de Verdier –se pregunta Boscasa– un hombre que desconocía el genio de esta lengua, que dejó muestras de no conocer bien la castellana y de haber olvidado la latina?". Aparte de burdos errores como confundir "ser" con "estar" y "grueso" con "espeso", aquí es donde hay que buscar el origen de toda la corrupción de los términos técnicos de la que no se libró ni el *Curso completo de Anatomía del cuerpo humano*, de Bonells y Lacaba, a pesar de haberse "propuesto denominar los órganos y sus partes con arreglo a la nomenclatura latina, principalmente la de Soemmering", y de la indudable calidad de la obra, que también reconoce Boscasa.

La corrupción alcanzó su máximo nivel, según Boscasa, por la incompetencia de los traductores españoles de la primera mitad del siglo XIX: "La anatomía ha cambiado de aspecto en el siglo actual, a lo que han contribuido no sólo los descubrimientos que necesitaban nuevos términos, sino también la creación de las nomenclaturas modernas". De este cambio han salido triunfantes terminologías anatómicas como la francesa, porque los autores franceses, "tan excelentes filólogos como buenos anatómicos, han conseguido rayar en la perfección respecto a las exigencias de su idioma". En la castellana por el contrario, "en vez de ponerse al frente de la versión en anatomía unos sabios de tanta nota como fueron en la vulgarización de la botánica los Gómez Ortega, los Palau y los Cavanilles, lo han realizado una multitud de traductores destituidos de buen gusto y hasta de la debida instrucción". El resultado lógico tenía que ser, por tanto, "reducir nuestro lenguaje anatómico a un español corrompido y afrancesado".

Boscasa ofrece un estudio serio y minucioso de dicha corrupción, con la es-

peranza de devolver a la terminología anatómica castellana corrección lingüística y propiedad científica. Los principales puntos de su corrección son los siguientes:

1. El uso adecuado de los comparativos "mayor" y "menor", en sustitución de "grande" y "pequeño", utilizados en su tiempo como traducción inadecuada de "grand" y "petit": "Tratándose de objetos cuya denominación califica las relaciones de volumen, es claro que se debe emplear el comparativo y no el positivo; de otro modo, diciendo 'gran cigomático' y 'pequeño oblicuo del abdomen' resultaría en rigor un sentido contrario, puesto que a un musculito como el primero se le daría el dictado del grande, y a un musculazo, cual es el segundo, el de pequeño".

2. Supresión de los superlativos "anchísimo" y "larguísimo" para denominar los dos músculos dorsales y su sustitución por "dorsal ancho" y "dorsal largo".

3. Rectificación de la traducción del latín "canalis" y del francés "canal", que se venía haciendo por "canal": "La palabra francesa 'canal' y la latina 'canalis' equivalen a lo que decimos en castellano 'conducto' o 'tubo'; en nuestra lengua, 'canal' es la mitad del mismo conducto, la media caña, que corresponde a la voz francesa 'gouttière' en latín 'collicia'". Con esta aclaración evitó Boscasa la repetición de expresiones como "canal torácico", "canal intestinal", etc., así como el grosero error de hablar de "gotiera" en castellano para traducir "gouttière". Rectificó también la expresión de Bonells y Lacaba "canal embreado" (traducción del francés "canal godronné") por "conducto abollonado o de Petit".

4. Aclaración del término "cóccix" y sus derivados. Previene Boscasa de la dificultad de admitir el término "coxis": "¿Cómo distinguiremos si viene de 'coxa' o del supuesto 'coxis' la primera raíz del adjetivo compuesto 'coxo-femoral'?". Este ejemplo y la correcta etimología le hacen reducirse a admitir "cóccix" (con su adjetivo "coccígeo"), aparte de los castizos "rabadilla" y "colilla" usados por Martín Martínez.

5. Sustitución de la denominación "agujero barbado", usada por Bonells y Lacaba, por "orificio barbal": "La calificación de 'barbado' –afirma– es inexacta, porque en aquel conducto óseo ni hay ni puede haber barbas, que pertenecen exclusivamente a la piel".

6. Versión de "apophyse", "epiphyse", "aponévrose", etc., por "apófisis", "epífisis", "aponeurosis", etc., frente a los términos "apófise", "epífise" o "aponeurose", tan difundidos en la época de Boscasa.

7. Adopción de la terminología de Chaussier: "trocánter mayor" ("trocánter" en sentido estricto) y "trocánter menor" o "trocantín", para las eminencias del fémur; "troquín" y "troquiter" para las del húmero.

DICCIONARIO

DE CIENCIAS MÉDICAS,

POR UNA SOCIEDAD

DE LOS

MAS CELEBRES PROFESORES DE EUROPA,

TRADUCIDO AL CASTELLANO

POR VARIOS FACULTATIVOS DE ESTA CORTE.

TOMO I.

A. AL.



MADRID:

IMPRENTA CALLE DE LA GREDA

1821.



1. Portada del primer volumen de la versión castellana del Dictionnaire des Sciences Médicales, *publicada originalmente por el editor Panckowcke. Integrado por treinta y nueve volúmenes, fue una de las grandes obras de consulta procedentes de la escuela de París en su momento de máximo esplendor. De los cinco mil artículos que contiene, Boscasa tradujo tres mil, completándolos con cerca de trescientas adiciones originales*

El resto de las correcciones de Boscasa aluden a groseros errores de traducción, a detalles referentes a la correcta acentuación o a la derivación de adjetivos, etc.

Lo más interesenta de esta labor de depuración fue su trascendencia en el lenguaje anatómico castellano posterior. Pudo quedarse en un buen deseo por parte de su autor, como tantas

otras reformas terminológicas, pero la mayor parte de la modesta aunque rigurosa labor de Boscasa tuvo la fortuna de ser recogida por los mejores autores y traductores de la segunda mitad del XIX. Julián Calleja, autor del tratado español de anatomía más importante y difundido de este período, reconoció abiertamente esta contribución del médico valenciano: "... en este siglo, D. Lorenzo Boscasa ha perfeccionado con notable empeño muchos defectos que el lenguaje de los órganos carnosos ofrecía". En la obra del propio Calleja, como en otros tratados traducidos u originales aparecidos con posterioridad al de Boscasa, es bien fácil comprobar la huella de su labor de depuración terminológica.

La reforma de Boscasa no desvió, desde luego, la terminología española de su modelo francés. La labor del médico valenciano se redujo a una poda de impropiedades e incorrecciones conceptuales o lingüísticas, utilizando una referencia mediata al latín, como guía de la traducción de los idiomas modernos. Lo efectivo de su trabajo se refleja en la desaparición general del torrente de incorrecciones que denunció, aunque aparecieran otras nuevas.

TRATADO

DE

ANATOMIA

GENERAL, DESCRIPTIVA Y TOPOGRAFICA,

POR DON LORENZO BOSCASA,

MÉDICO JUBILADO DE LA REAL FAMILIA, TITULAR DEL HOSPITAL DE ITALIANOS DE ESTA CORTE, SOCIO SUPERNUMERARIO DE LA ANTIGUA ACADEMIA MEDICA DE MADRID, ACADEMICO DE HONOR DE LA DE CIENCIAS NATURALES DE LA MISMA CAPITAL, ETC.

Segunda edicion,

refundida y considerablemente aumentada.

Obra adoptada por la Direccion general de estudios para la respectiva asignatura.

PRIMERA PARTE DEL TOMO I.



MADRID:

LIBRERÍA DE LOS SEÑORES VIUDA É HIJOS DE D. ANTONIO CALLEJA.

1844.

2. *Portada del* Tratado de Anatomía, *de Lorenzo Boscasa, el mejor texto español sobre la materia publicado en la decaída España de la época. El ejemplar que se conserva en la Biblioteca Historicomédica de Valencia perteneció a Peregrín Casanova, figura generalmente recordada como uno de los principales introductores del darwinismo en la enseñanza anatómica española durante el último cuarto del siglo XIX*

Sustitución de nucleótidos en la evolución del ADN

La comparación de las secuencias de nucleótidos del ADN de diferentes especies ayuda a establecer la filogenia de éstas y permite contrastar teorías alternativas sobre el mecanismo de la evolución molecular

F. Rodríguez y J. R. Medina

El hecho de que los organismos presentan semejanzas y diferencias que permiten clasificarlos fue ya reconocido por los naturalistas de la antigüedad clásica. El romano Plinio clasificó, según su hábitat, los animales en acuáticos, terrestres y aéreos. Pero este tipo de clasificaciones, basadas en criterios ecológicos, tiene un valor muy limitado. Carlos Linneo, en el siglo XVIII, se propuso clasificar las plantas y animales atendiendo a su estructura, lo que constituyó un gran avance.

Richard Owen, el primer director del Museo Británico de Historia Natural, distinguió entre estructuras análogas, superficialmente semejantes por estar adaptadas a una misma función, y estructuras homólogas, que, aunque pueden diferir en su aspecto superficial, poseen una organización básica similar, cuyas partes están dispuestas en el mismo orden relativo, y derivan de los mismos esbozos embrionarios. Por ejemplo, la espina de un cactus, una hoja modificada, y la de un rosal, una rama modificada, son estructuras análogas; en cambio, la estructura ósea de las extremidades anteriores de los vertebrados tetrápodos constituye un buen ejemplo de homología: aun con variaciones características de cada grupo, constan todas de varios huesos dispuestos en el mismo orden relativo y con una embriogénesis similar. Owen, un fijista, postuló que la clasificación de los organismos debe basarse exclusivamente en homologías, precisando así el método de Linneo.

Una virtud notable del método linneano es que conduce a una clasificación jerárquica: un conjunto de individuos similares constituye una raza; un conjunto de razas, una especie; un conjunto de especies, un género; y así sucesivamente en categorías taxonómicas de generalidad creciente hasta la de reino. Esta jerarquización, que permite una gran economía en el manejo de la ingente diversidad biológica, fue interpretada por los fijistas como el resultado de un plan prestablecido para la naturaleza.

En 1809, Jean-Baptiste Lamarck expuso su teoría transformista, según la cual las especies cambian gradualmente en el curso del tiempo. En 1859, Charles Darwin publicó *El origen de las especies*, donde postulaba que las actuales derivan, por cambios, graduales de especies anteriores distintas, aportando además gran cantidad de observaciones que podían recibir una explicación unitaria a la luz de la evolución. La evolución biológica se considera hoy un hecho, cuyos mecanismos están sujetos a continua investigación y discusión.

El descubrimiento de la evolución cambió radicalmente la perspectiva desde la que se interpretaba la clasificación de los organismos. Los evolucionistas se percataron de que el parecido entre especies, más que reflejo de ningún plan prestablecido, deriva sencillamente del parentesco: si dos especies actuales son parecidas es porque derivan de un antecesor común. La clasificación natural sería aquella que reflejara mejor la filogenia, es decir, la génesis de los distintos taxones. El carácter jerárquico de la clasificación biológica también quedaba automáticamente explicado: es el reflejo de las sucesivas ramificaciones que han tenido lugar en el curso de la evolución. Finalmente, los evolucionistas mantuvieron el criterio de que la clasificación debe basarse exclusivamente en homologías, pero las reinterpretaron como estructuras derivadas de un órgano inicial común por evolución divergente, mientras que las analogías derivarían de órganos inicialmente distintos por evolución convergente.

Los métodos de la escuela evolucionista tradicional, representada por Ernst Mayr o George Gaylard Simpson, se han visto enriquecidos por los de la llamada escuela cladista, que distingue entre caracteres plesiomorfos, o caracteres homólogos primitivos presentes en el antecesor de todo el grupo a clasificar, y caracteres apomorfos, o caracteres homólogos recientes, postulando que la clasificación debe basarse exclusivamente en apomorfías. Por ejemplo, los cinco dedos presentes de las extremidades humanas y de la tortuga, a diferencia del caballo que presenta sólo un dedo, son un carácter plesiomórfico, derivado del antecesor común a todos los tetrápodos, mientras que, entre éstos, la pluma es una apomorfía que permite identificar a las aves como grupo monofilético.

Al tener en cuenta sólo las apomorfías, las clasificaciones cladistas difieren de las tradicionales. Mientras que la clasificación tradicional admite el grupo de los Reptiles como vertebrados con amnios, sin pelo ni plumas, para un cladista tal grupo es inadmisible, proponiendo, por ejemplo, que los cocodrilos se deben agrupar antes con las aves que con los lagartos. La causa de que no siempre las clasificaciones cladistas parezcan adecuadas según los criterios tradicionales se encuentra en que los distintos linajes evolucionan a ritmos distintos, de modo que el orden en que se han ido aislando unos de otros no tiene por qué corresponder con el grado de parecido global de sus representantes actuales. Un grupo que evolucione rápidamente puede diferir de su grupo hermano –el último del que se aisló– mucho más que éste de otros

grupos de los que se aisló en épocas anteriores.

El fundamento de la evolución radica en los cambios hereditarios de las especies. La genética contemporánea ha elucidado la base molecular de la herencia, abriendo así paso a las investigaciones de la evolución molecular.

La revista que el lector tiene entre sus manos contiene una cantidad apreciable de información. El soporte físico de esa información es el papel y las tintas empleadas en la impresión, pero la información reside en la secuencia de signos que llamamos texto. Se han ideado otros muchos métodos de almacenar y transmitir información, pero en todos los casos el principio básico es el mismo: la diversidad de configuraciones que pueden adoptar los elementos de un conjunto típico o alfabeto. En algunos casos, como en el de las imágenes de una pantalla de televisión, cuyos elementos son puntos apagados o encendidos, dichas configuraciones son bidimensionales; aunque también las hojas de esta revista tienen dos dimensiones, si quisiéramos podríamos escribir el texto como un larguísimo renglón unidimensional: una secuencia lineal y aperiódica de signos constituye el tipo más simple posible de mensaje.

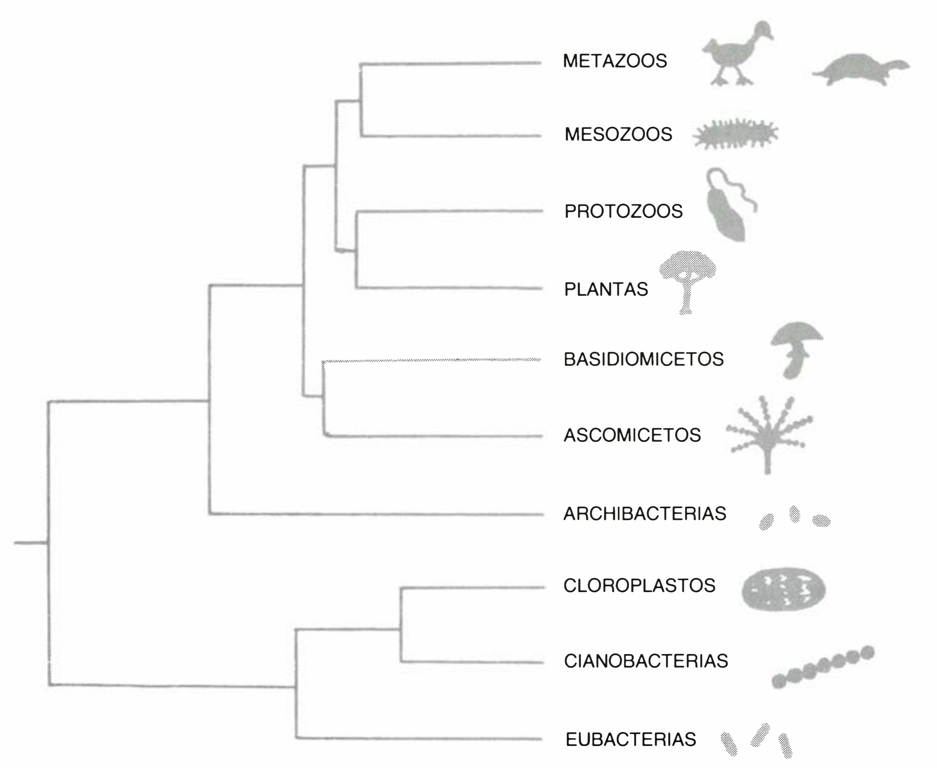
Quien dice información está diciendo especificidad. Ya que con cualquier alfabeto, que debe tener al menos dos elementos distintos, siempre será posible formar una gran cantidad de mensajes diferentes, cada uno de ellos resultará dotado de especificidad. Pensemos, por ejemplo, en la gran diversidad de poemas que se han escrito con el alfabeto español y en la peculiaridad de cada uno de ellos. De hecho, si la longitud del mensaje es ilimitada, el número posible de mensajes distintos también lo será, del mismo modo que con las diez cifras árabes se pueden escribir todos los números naturales.

Uno de los capítulos más apasionantes de la biología actual lo constituye el descubrimiento de que las células albergan, transmiten y utilizan información biológica. El soporte de esa información es químico y se basa en el principio de la disposición en secuencias lineales aperiódicas de moléculas sencillas para originar complejas macromoléculas informativas, como son el ácido desoxirribonucleico, o ADN, el ácido ribonucleico, o ARN, y las proteínas. El "alfabeto" para los ácidos nucleicos consta de cuatro elementos, llamados nucleótidos, simbolizados por las letras *A* de adenina, *G* de guanina, *C* de citosina y *T* de timina en el ADN o *U* de uracilo en el ARN; el de las proteínas consta de veinte elementos, llamados aminoácidos.

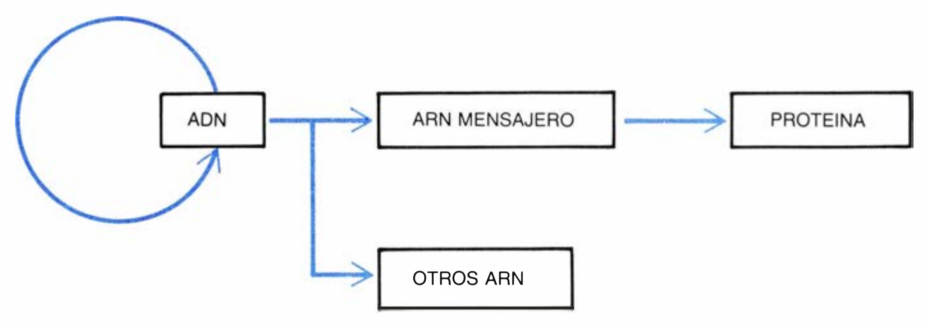
Para sintetizar estas macromoléculas, la célula necesita información acerca del orden en que deben engarzarse los monómeros; dicha información proviene de una macromolécula informativa preexistente. La información para cada proteína proviene de una molécula de ARN, o mensajero, y la información para el ARN del ADN, que además proporciona la información para su propia síntesis.

Cada etapa del flujo de información requiere de un código que determine la secuencia naciente a partir de la fuente. El código para la transmisión de información entre ácidos nucleicos es muy sencillo: cada nucleótido viene determinado por otro complementario; el código para la síntesis de proteínas es más complejo: cada aminoácido viene especificado por un conjunto de tres nucleótidos consecutivos o codón. De los 64 codones posibles hay tres que no determinan aminoácido alguno, sino el final del mensaje; los 61 codones restantes especifican un aminoácido cada uno, si bien codones distintos pueden significar el mismo aminoácido. De hecho, la sinonimia es corriente: excepto dos aminoácidos que disponen cada uno de un único codón, los restantes 18 aminoácidos disponen, cada uno, de dos o más codones sinónimos.

La información del ADN es hereditaria: como esa molécula dirige su propia síntesis, cualquier alteración no co-



1. FILOGENIA DE TAXONES AMPLIOS basada en el ARN 5S. Este cladograma simplificado, inspirado en los trabajos del grupo de genética molecular de la Universidad de Nagoya, se basa en las secuencias de ARN 5S de diferentes especies de cada uno de los taxones. Las archibacterias se identifican con este método.



2. FLUJO CELULAR de información genética. Las moléculas de ARN mensajero tienen un papel central en el flujo de información genética: las proteínas se sintetizan siempre bajo su dirección. Las células sintetizan su ARN bajo la dirección del ADN, molécula que dirige en las células su propia síntesis, pero algunos virus emplean estrategias distintas, basadas en la replicación del ARN y en la síntesis de ADN dirigida por ARN.

GRUPO A	GRUPO B	GRUPO C	GRUPO D
SERINA PROLINA TREONINA ALANINA GLICINA VALINA	FENILALANINA LEUCINA ISOLEUCINA METIONINA TIROSINA TRIPTOFANO	CISTEINA	HISTIDINA GLUTAMINA ASPARRAGINA LISINA ASPARTICO GLUTAMINA ARGININA

3. GRUPOS DE AMINOACIDOS según su parecido físico-químico. Atendiendo a una serie de parámetros, como tamaño, polaridad, etcétera, T. Miyata y colaboradores clasificaron los aminoácidos en cuatro grupos. La cisteína sería un aminoácido raro, único en su grupo. Nuestros trabajos muestran que esta clasificación, basada en criterios físico-químicos, tiene un significado evolutivo: los cambios de un aminoácido por otro de su grupo (Tipo I) son más frecuentes que los de un aminoácido por otro de un grupo distinto (Tipo II).

rregida de la secuencia de sus monómeros se transmitirá a las sucesivas generaciones de moléculas descendientes de la mutada.

El concepto de gen ha variado a lo largo de la historia de la genética; en este trabajo llamaremos gen a todo segmento de ADN de función definida. Los genes pueden variar por mutación de muy diversos modos. Una secuencia de nucleótidos puede duplicarse total o parcialmente, o puede experimentar la inserción o deleción de uno o varios nucleótidos o, finalmente, puede que algunos de sus nucleótidos sean sustituidos por otros distintos. Las sustituciones de nucleótidos constituyen el tipo más sencillo de mutación y el objeto de nuestras investigaciones.

En toda población de seres vivos se están produciendo continuamente estas mutaciones, cuyo destino depende en parte del azar y en parte de otros factores, entre los cuales el más importante es la selección natural. La mayoría de las mutaciones no lograrán mantenerse en la población; entre las que se mantengan, algunas llegarán a fijarse, desplazando de la población a las secuencias anteriores. Así, en el curso de la evolución, las secuencias se van sustituyendo unas a otras, de modo que en cada especie las secuencias actuales son distintas de las ancestrales y las secuencias homólogas de distintas especies no suelen ser idénticas. Aunque el ritmo de la evolución es demasiado lento para que podamos observar directamente la sustitución de secuencias, podemos tratar de inferir los mecanismos que rigen la evolución comparando secuencias homólogas de especies actuales. Los resultados de dichas comparaciones nos ayudarán, a su vez, a establecer los lazos de parentesco entre las especies estudiadas.

En la última década se han desarrollado potentes métodos para purificar y secuenciar fragmentos de ADN, con lo que las comparaciones de secuencias han dejado de ser una mera posibilidad para convertirse en una realidad. Al objeto de utilizar las secuencias actuales para aclarar la filogenia, podemos considerar cada monómero como equivalente a una "parte" de un carácter anatómico; puesto que cada gen tiene decenas de nucleótidos, es particularmente fácil detectar la homología entre secuencias comparadas viendo la proporción de sitios en que ambas secuencias exhiben el mismo monómero; si esa proporción resulta mayor de lo que cabría esperar por azar, entonces podemos postular que ambas secuencias son homólogas. En 1973, Kimura y Ohta señalaron que las moléculas de ARN 5S son idóneas para establecer relaciones de parentesco entre especies. Dichas moléculas, en las que el apellido 5S alude a la velocidad a la que sedimentan en experimentos de centrifugación, forman parte de los ribosomas, los orgánulos nucleoproteicos encargados de llevar a cabo la traducción de los mensajeros.

Se trata, pues, de moléculas ubicuas, presentes en todas las especies, en las mitocondrias y en los cloroplastos. Se trata, además, de moléculas pequeñas, de unos 120 nucleótidos, relativamente fáciles de secuenciar. Y, por último, su ritmo de evolución ha sido muy lento, lo que facilita el establecer comparaciones entre especies muy alejadas. La figura 1 representa el dendrograma obtenido por comparación de secuencias de ARN 5S, sugiriendo una filogenia plausible para los amplios taxones considerados en el esquema, uno de cuyos puntos más llamativos es que las archibacterias (bacterias halófilas, metanógenas y otras) parecen haber divergido de los eucariontes después de que su antecesor común divergiera de las eubacterias. De hecho, ese taxón fue identificado como tal gracias a estudios sobre la estructura de su ARN 5S.

Las secuencias de ARN 5S también se han empleado para elaborar cladogramas detallados de plantas y animales, respectivamente. Estos cladogra-

SINTESIS DE POLINUCLEOTIDOS			
SEÑAL	SIGNIFICADO	SEÑAL	SIGNIFICADO
U o *T*	*A*	*A*	*U* o *T*
C	*G*	*G*	*C*

SINTESIS DE PROTEINAS			
SEÑAL	SIGNIFICADO	SEÑAL	SIGNIFICADO
UGG	TRIPTOFANO	*GUX*	VALINA
AUG	METIONINA	*CCX*	PROLINA
UUPI	FENILALANINA	*ACX*	TREONINA
UAPI	TIROSINA	*GCX*	ALANINA
CAPI	HISTIDINA	*GGX*	GLICINA
CAPU	GLUTAMINA	*CUX*	LEUCINA
AAPI	ASPARRAGINA	*UUPU*	LEUCINA
AAPU	LISINA	*UCX*	SERINA
GAPI	ASPARTICO	*AGPI*	SERINA
GAPU	GLUTAMICO	*CGX*	ARGININA
UGPI	CISTEINA	*AGPU*	ARGININA
AUPI	ISOLEUCINA	*UAPU*	FIN
AUA	ISOLEUCINA	*UGA*	FIN

4. CODIGOS PARA EL FLUJO DE INFORMACION GENETICA. Cada polinucleótido puede servir de molde para la síntesis de su complementario; las parejas de nucleótidos complementarios son *A-T* (o *U*) y *G-C*. Para la síntesis de proteínas, cada uno de los tripletes se traduce por un aminoácido dado. El número de codones para cada aminoácido oscila entre seis y uno. (El símbolo *PI*, de pirimidina, equivale a *C* o *U*; el símbolo *PU*, de purina, equivale a *G* o *A*. La letra *X* puede sustituirse por cualquiera de los cuatro nucleótidos.)

mas muestran algunas anomalías respecto a lo que cabe esperar por métodos clásicos bien fundamentados. Por ejemplo, dos especies de estrellas de mar aparecen separadas en el árbol; ciertas otras especies de invertebrados no aparecen en el grupo al que, con toda seguridad, pertenecen, etc. Estas aberraciones del árbol molecular obedecen, en última instancia, a que las diferencias en las secuencias actuales no son una medida perfecta de la distancia evolutiva real entre especies. Diversas causas contribuyen a ello, todas las cuales producen un efecto común: el que el número de diferencias observables en las secuencias actuales sea sistemáticamente menor que el verdadero número de sustituciones que se han producido.

Las causas mencionados son: el que durante la evolución un mismo sitio de una secuencia sufra más de un cambio, cuando nosotros computaremos en ese sitio a lo sumo un cambio; el que dos líneas filéticas distintas experimenten el mismo cambio en el mismo sitio, proceso de evolución paralela que no deja huellas en las secuencias actuales; y, finalmente, el que una secuencia experimente una sustitución en un sitio que determine un monómero idéntico al que la secuencia homóloga de otra línea presenta, proceso de evolución convergente que hará aparecer como similares secuencias que pasaron por una fase de divergencia. A la vista de estas insuficiencias de las comparaciones de secuencias, lo más sensato es no conceder excesivo peso al cladograma derivado de un gen único, sino acumular críticamente los resultados de colecciones de genes no homólogos.

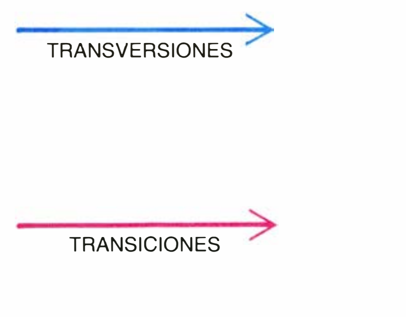
Aparte de ayudar a establecer la filogenia, los estudios de las secuencias de polinucleótidos sirven para identificar los factores que guían la evolución molecular. Los dos factores más importantes a tener en cuenta a la hora de analizar las sustituciones de nucleótidos son la naturaleza del cambio y el sitio del ADN en que se produjo.

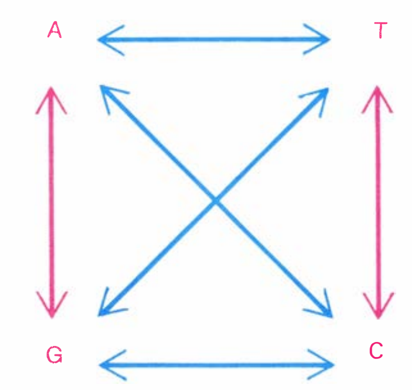
AMINO-ACIDOS	CODON	A		B		C		D		E	
		O	E	O	E	O	E	O	E	O	E
ARG	CGU	30	20	8	7	4	11	3	12	286	251
	CGC	21	15	11	11	0	1	0	1	171	123
	CGA	4	9	4	4	22	13	23	12	101	117
	CGG	4	15	5	6	0	1	0	1	35	101
LEU	CUU	9	22	9	22	16	12	19	12	205	298
	C	9	16	27	34	1	1	2	1	132	146
	A	3	11	7	14	11	14	6	13	118	139
	G	47	17	47	20	0	1	0	1	249	121
SER	UCU	17	16	16	11	42	43	49	46	226	225
	C	13	12	18	17	3	2	1	3	154	110
	A	8	7	9	7	53	52	49	50	105	105
	G	9	12	12	2	10	2	2	2	46	91
THR	ACU	20	18	15	14	46	42	49	45	234	279
	C	21	14	28	23	3	2	2	3	214	137
	A	5	9	11	9	47	51	47	49	120	129
	G	9	14	6	14	1	2	1	3	90	113
PRO	CCU	5	12	14	11	35	28	37	30	192	174
	C	5	9	17	18	4	2	2	2	18	86
	A	7	5	10	7	22	34	25	32	112	81
	G	18	9	5	10	4	2	2	2	89	70
ALA	GCU	38	38	28	21	64	36	57	39	535	460
	C	21	28	38	33	2	2	7	2	172	226
	A	31	18	14	13	18	45	21	43	206	213
	G	24	30	6	19	1	2	1	2	172	186
GLY	GGU	30	24	22	19	16	42	23	45	473	382
	C	29	18	32	31	1	2	0	3	173	187
	A	5	11	16	12	80	52	69	49	145	177
	G	7	18	11	19	2	2	7	3	109	154
VAL	GUU	26	24	9	16	30	35	36	39	243	324
	C	10	18	21	26	1	2	1	2	141	159
	A	20	12	5	10	46	43	45	42	204	151
	G	17	19	33	16	5	2	3	2	177	131
SER	AGU					10	14	10	15		
	C					0	1	1	1		
(MIT)	A					23	17	23	17		
	G					0	1	0	1		

5. FRECUENCIAS OBSERVADAS Y ESPERADAS de codones sinónimos. Las frecuencias de codones que aparecen en los genes reales son estadísticamente distintas de las que se esperarían si los codones sinónimos se utilizaran al azar. Por ejemplo, mientras que cabría esperar que el fago *T7* empleara 101 veces el codón *CGG* para arginina, de hecho sólo lo utiliza 35 veces. Además, los codones favoritos difieren con los grupos de organismos. En la tabla, las letras *O* y *E* se refieren a las frecuencias esperadas (*E*) y observadas (*O*) de codones; la columna *A* se refiere a 29 secuencias bacterianas, la *B* a 40 secuencias de eucariontes, la *C* a 6 mitocondriales de *Drosophila melanogaster*, la *D* a 6 mitocondriales de *D. yakuba* y la *E* al genoma completo del fago *T7*. Las mitocondrias emplean una clave distinta, en la que la serina dispone de un segundo conjunto de cuatro codones sinónimos. Los datos de las columnas *A* y *B* provienen del trabajo de Grantham y colaboradores; los de *C* y *D* del de Wolstenholme y Clary y los de la columna *E* de Sharp y colaboradores.

Puesto que cada polinucleótido consta de cuatro tipos de nucleótidos y cada uno de ellos puede ser sustituido por cualquiera de los tres restantes, quiere decirse que hay 12 clases de sustituciones posibles. Aunque un estudio exhaustivo debería operar con esos 12 parámetros, frecuentemente resulta útil agrupar los tipos de sustitución siguiendo ciertos criterios, cuyo fundamento debe siempre comprobarse, de modo que el número de parámetros a analizar se reduzca. Los estudios más sencillos agrupan las 12 sustituciones en tan sólo dos clases: transversiones y transiciones.

Esta clasificación se basa en lo siguiente: cada nucleótido lleva un anillo nitrogenado específico; los anillos de *A* y *G* son de tipo purina y los de *C, T* y *U* de tipo pirimidina. En 1959, E. Freese sugirió llamar transiciones a los cambios de un nucleótido de purina por otro o de un nucleótido de pirimidina por otro de pirimidina y transversiones a los demás cambios. Experimentando con el fago T4 encontró que las trans-





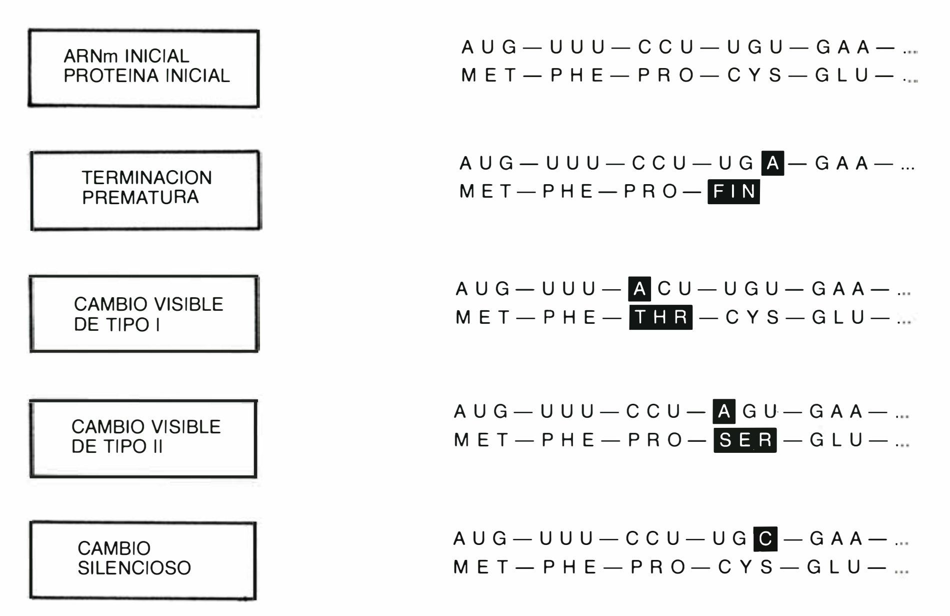
6. TIPOS DE SUSTITUCIONES DE NUCLEOTIDOS. De la docena justa de tipos posibles de sustitución, las transiciones se señalan con flechas de color rojo y las transversiones con flechas de color azul.

versiones son más frecuentes que las transiciones. En 1972, F. Vogel, estudiando las mutaciones que originan hemoglobinas humanas anormales, descubrió que la frecuencia de transiciones es mayor de lo que cabría esperar si las sustituciones se dieran al azar, aunque la frecuencia absoluta de transversiones también en este caso resultó mayor que la de transiciones, lo que no es extraño si tenemos en cuenta que cada nucleótido puede variar por transversión a dos distintos, pero tan sólo a uno distinto por transición.

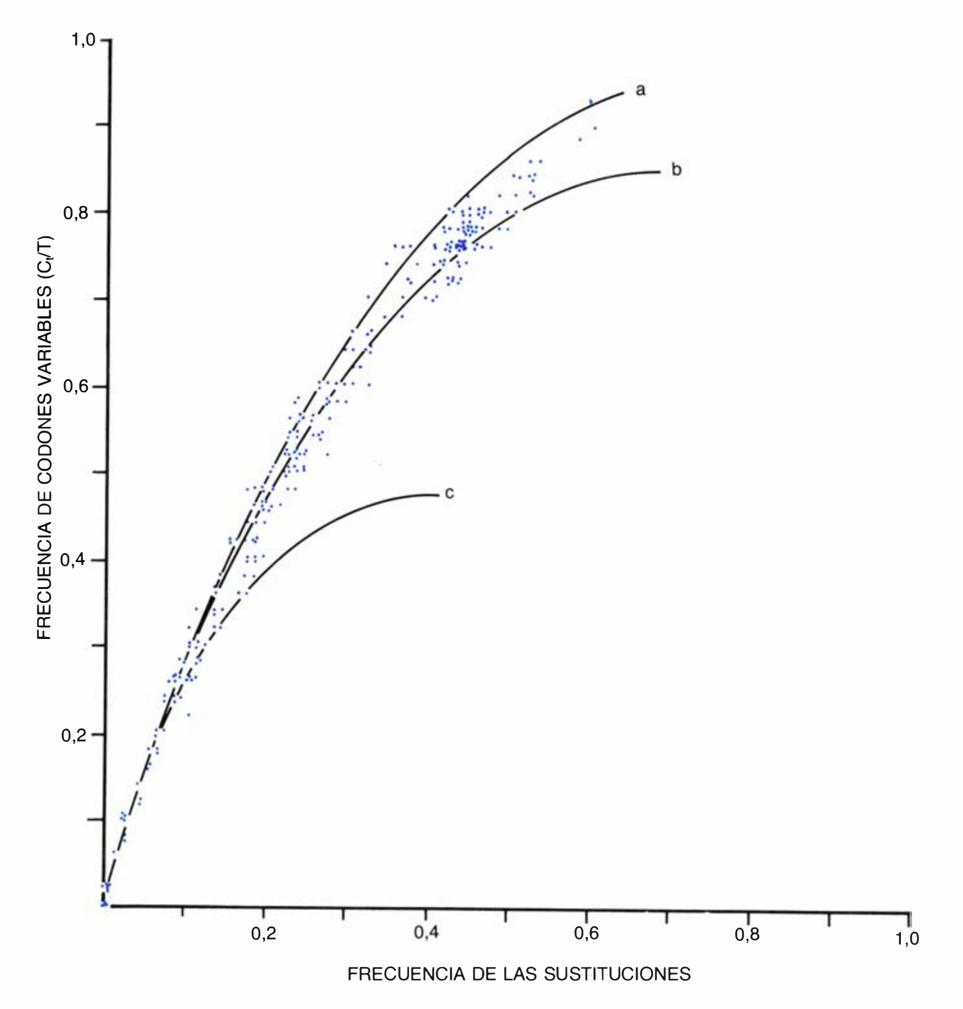
Nosotros hemos clasificado las sustituciones según sus posibles efectos. Para ello es preciso distinguir los 12 tipos y, además, tener en cuenta el sitio exacto del ADN, pues las consecuencias de una mutación dependen críticamente de la función normal del lugar en que ocurra. Empecemos por los genes mejor conocidos: los que rigen la síntesis de proteínas.

En un segmento de ADN que se transcriba para dar un mensajero maduro, una sustitución de nucleótido tendrá una de las tres siguientes consecuencias. La primera consecuencia posible es la transformación de un codón con sentido en uno de terminación, con lo que la proteína mutante sería más corta de lo normal; este cambio, demasiado drástico, sólo excepcionalmente mejoraría o, al menos, no estropearía la función de la proteína. La segunda consecuencia posible sería cambiar un codón por otro no sinónimo; en ese caso, uno, y sólo uno, de los aminoácidos de la proteína mutante sería distinto del original, un cambio mucho más suave que la terminación prematura. La tercera consecuencia posible sería el cambio de un codón por alguno de sus sinónimos, con lo que la proteína permanecería inalterada. Aunque estas mutaciones silenciosas son las más sencillas posibles en un gen estructural, debemos resistir la tentación de suponer que no tendrán nunca efecto alguno sobre la célula: después de todo, el ADN y el ARN mensajero han variado.

Una vez establecida esta clasificación, ¿hay alguna relación entre la intensidad de la alteración de la estructura proteica que provoca cada tipo de cambio y la frecuencia con que aparece en la evolución? Es decir: ¿aparecen preferentemente cambios drásticos o suaves en la evolución? Para responder a esta pregunta hemos recopilado las secuencias de nucleótidos publicadas por otros autores y las hemos compa-



7. EFECTOSOBRE LA PROTEINA de la sustitución de nucleótidos. Aunque las sustituciones se dan primero en el ADN, aquí partimos del ARN mensajero ya sintetizado. La conversión del codón *UGU* en *UGA*, uno de los tres codones de terminación, provocaría la terminación prematura de la traducción; la transversión de *CCU* en *ACU* provocaría el cambio del aminoácido prolina por treonina, de su mismo grupo de similaridad; la transversión de *UGU* en *AGU* provocaría el cambio de cisteína por un aminoácido de otro grupo, la serina, y la transición de *UGU* en *UGC* no alteraría la proteína, por ser sinónimos esos dos codones.



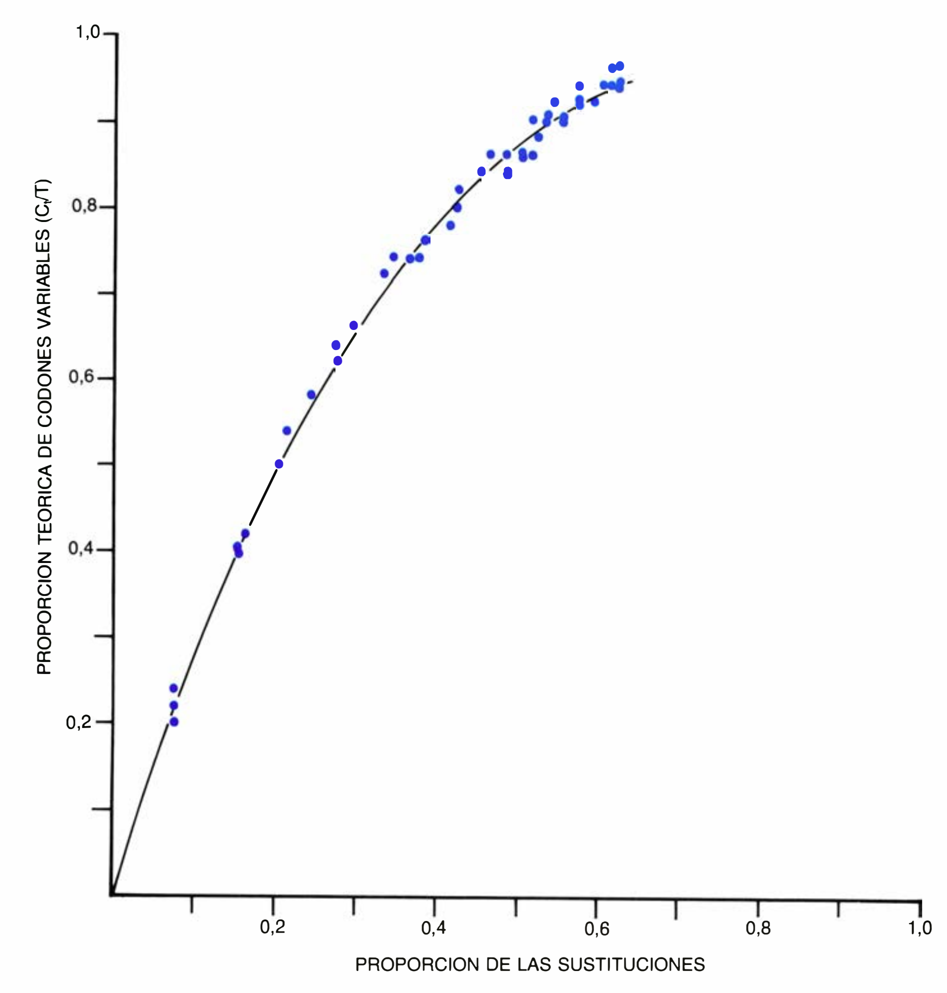
8. RELACION ENTRE LA FRECUENCIA DE CODONES VARIABLES Y LA DE SUSTITUCIONES. La frecuencia de codones con cambios (C_I/T) se presenta como función de la frecuencia de sustituciones (x) en la pareja correspondiente de secuencias. Los puntos son los valores reales; las líneas continuas son las predicciones correspondientes a los supuestos de que todos (*a*), el 88 por ciento (*b*) o el 50 por ciento de los codones (*c*) pueden variar libremente. Se observa que, para una proporción determinada de sustituciones, es decir, para un valor dado de x, la proporción de codones con cambios queda comprendida entre las curvas *a* y *c*.

rado sistemáticamente con ayuda de un ordenador. En total hemos comparado 262 pares de secuencias homólogas. Los resultados son nítidos: los cambios silenciosos son 2,16 veces más frecuentes que los que alteran la estructura proteica. Conviene advertir que este resultado no era el único concebible: podría perfectamente haber ocurrido que los cambios visibles fueran los más frecuentes.

El equipo del profesor W. H. Li, de la Universidad de Texas, había obtenido resultados similares, aunque basándose tan sólo en algunos genes de globina del ratón, conejo y humanos. Nuestros resultados, basados en 128 genes de especies muy distintas, demuestran que la alta frecuencia de cambios silenciosos es un hecho general.

Las mitocondrias tienen su propio genoma, que en los animales consiste en moléculas circulares de ADN bicatenario, de tamaño bastante constante en las distintas especies y aproximadamente igual a 16 kilobases. Una de las características más notables del ADN mitocondrial es que sus secuencias evolucionan entre 5 y 10 veces más deprisa que las del ADN nuclear. Por lo demás, también exhiben el fenómeno de que las mutaciones silenciosas sean más frecuentes que las visibles: un 78 por ciento de los cambios en el ADN mitocondrial de gorila, chimpancé y humano, y un 85,7 por ciento de los cambios mitocondriales en los dípteros *Drosophila melanogaster* y *Drosophila yakuba*, son silenciosos.

A diferencia del caso de las transiciones y transversiones, estos resultados no pueden deberse a que haya más modos de producir cambios silenciosos que visibles, pues sucede justamente lo contrario: con ayuda de la clave genética puede notarse que, excluyendo las mutaciones de terminación prematura, 126 de los 176 cambios posibles en la tercera posición de los codones, ocho de los 174 de la primera posición y ninguno de los 176 posibles de la segunda posición, son silenciosos. En total, de 526 cambios posibles, 134 son silenciosos y 392 visibles. Aunque no se conocen las tasas reales, parece lógico suponer que las correspondientes a mutaciones silenciosas son menores que las de las visibles. En tal caso, para interpretar los resultados de las comparaciones de secuencias, se hace preciso postular que, una vez producida, una mutación visible tiene muchas menos probabilidades de llegar a fijarse en la población que una silenciosa, lo que, a su vez, nos sugiere que cuanto más drásticos son los efectos de una mutación tanto más fácil es que resulte deletérea.



9. RELACION ENTRE LA PROPORCION TEORICA DE CODONES VARIABLES y sustituciones. La proporción de codones diferentes (C_I/T) se representa frente a la frecuencia de sustituciones (x). La curva continua ilustra la predicción teórica y los puntos los resultados obtenidos por simulación de un modelo en el que todas las mutaciones se suponen neutrales y las frecuencias de transversiones y transiciones adoptaron valores reales. El ajuste, excelente, indica que las diferencias entre las frecuencias de ambos tipos de sustituciones no afecta a la distribución de cambios múltiples entre los codones de una secuencia dada.

Los argumentos expuestos nos hicieron sospechar que quizá la clasificación de las mutaciones que habíamos empleado era demasiado simple; pudiera suceder que la clase de las mutaciones visibles fuera muy heterogénea, por incluir tanto cambios muy suaves, entre aminoácidos similares, como cambios más fuertes, entre aminoácidos menos similares. Decidimos entonces dividir los cambios visibles en dos grupos, I y II, según que el aminoácido original fuera reemplazado por uno similar o distinto. Resultó que, en las secuencias comparadas, la probabilidad media de aceptación de los cambios de tipo I en relación a la de los sinónimos es de 0,60 y la relación entre cambios de tipo II y sinónimos de 0,20. Cuanto más drástico es un cambio, con menos frecuencia se acepta en la evolución.

Una consecuencia negativa de la ubicuidad de los cambios silenciosos es que resta fiabilidad a las filogenias basadas en secuencias de aminoácidos. Los científicos aprendieron antes a secuenciar proteínas que ácidos nucleicos. A mediados de los sesenta ya se conocían suficientes secuencias de proteínas, pero no de sus genes, como para intentar realizar estudios sobre la evolución basados exclusivamente en secuencias de aminoácidos. Lógicamente, en esas comparaciones las mutaciones silenciosas pasaban por alto y, en la práctica, se hacía como si no existieran. La alta frecuencia de cambios silenciosos nos fuerza ahora a admitir que esos estudios no eran del todo fiables. De hecho, ya se había detectado que no siempre los dendrogramas basados en proteínas eran coherentes y que, en algunos casos, filogenias proteicas contradicen filogenias clásicas bien fundamentadas. Hoy se tiende a considerar los datos referentes a se-

cuencias como un elemento más a integrar con el resto de la información disponible y no como datos privilegiados.

Acabamos de ver que la tasa de sustituciones silenciosas es la máxima para segmentos de ADN que determinen un ARN mensajero maduro. Conviene ahora preguntarse si dicha tasa representa el ritmo evolutivo máximo para cualquier secuencia, funcional o no, del ADN. Los pseudogenes ofrecen una herramienta excelente para contestar a esa pregunta. Un pseudogén es un segmento de ADN homólogo de un gen funcional, pero que lleva mutaciones que impiden su expresión. Se supone que los pseudogenes derivan de genes duplicados, uno de cuyos ejemplares puede tornarse afuncional, ya que la función correspondiente estaría asegurada por el otro ejemplar. La formación de pseudogenes es un proceso relativamente frecuente: se ha calculado que el 16 por ciento de los genes de globina son pseudogenes. Es razonable suponer que, al menos tras su inactivación, las mutaciones en los pseudogenes tendrán un efecto mínimo, quizá nulo, sobre la célula, siendo los mejores candidatos conocidos a mutaciones neutrales. Pues bien, según el equipo de Li, la tasa de sustituciones de nucleótidos en pseudogenes es 2,01 veces mayor que la tasa de sustituciones silenciosas en genes funcionales. Este resultado es del máximo interés porque sugiere que ni siquiera las mutaciones silenciosas escapan totalmente al proceso de la selección natural.

Si no todas las mutaciones silenciosas son neutrales quiere decirse que, en términos evolutivos, ciertos codones sinónimos no son equivalentes. Para comprobarlo, muchos autores han estudiado si los codones sinónimos se usan o no indistintamente. Todos los estudios de ese tipo han concluido que el uso de codones sinónimos no es aleatorio y que cada especie exhibe un patrón característico de uso de codones sinónimos. Nosotros hemos realizado también un estudio de ese tipo, empleando 29 secuencias bacterianas, 40 de eucariontes, 6 de genes mitocondriales del género *Drosophila* y el genoma completo del fago T7. Limitándonos a los casos en que los cuatro codones que difieren en la tercera base son sinónimos, hemos obtenido resultados concordantes con los de otros autores: hay un uso preferencial de ciertos codones sobre sus sinónimos.

El sesgo en el uso de codones es mayor en genes funcionales que en pseudogenes, lo que sugiere que, efectivamente, los tripletes sinónimos están sujetos al proceso de la selección natural. Se han imaginado mecanismos que diferencian unos codones sinónimos de otros. El mejor establecido se da en el caso del fago T7, y quizá de otros fagos, donde los sinónimos se usan de modo que se evitan blancos para enzimas de restricción del ADN. Es posible también que, en muchas especies, los distintos sinónimos no sean leídos con la misma eficacia por el aparato de traducción. En cambio, la hipótesis de que se usarían menos de lo normal aquellos codones que mediante un cambio de nucleótido pueden transformarse en codones de terminación no se ha visto confirmada por los análisis de secuencias reales.

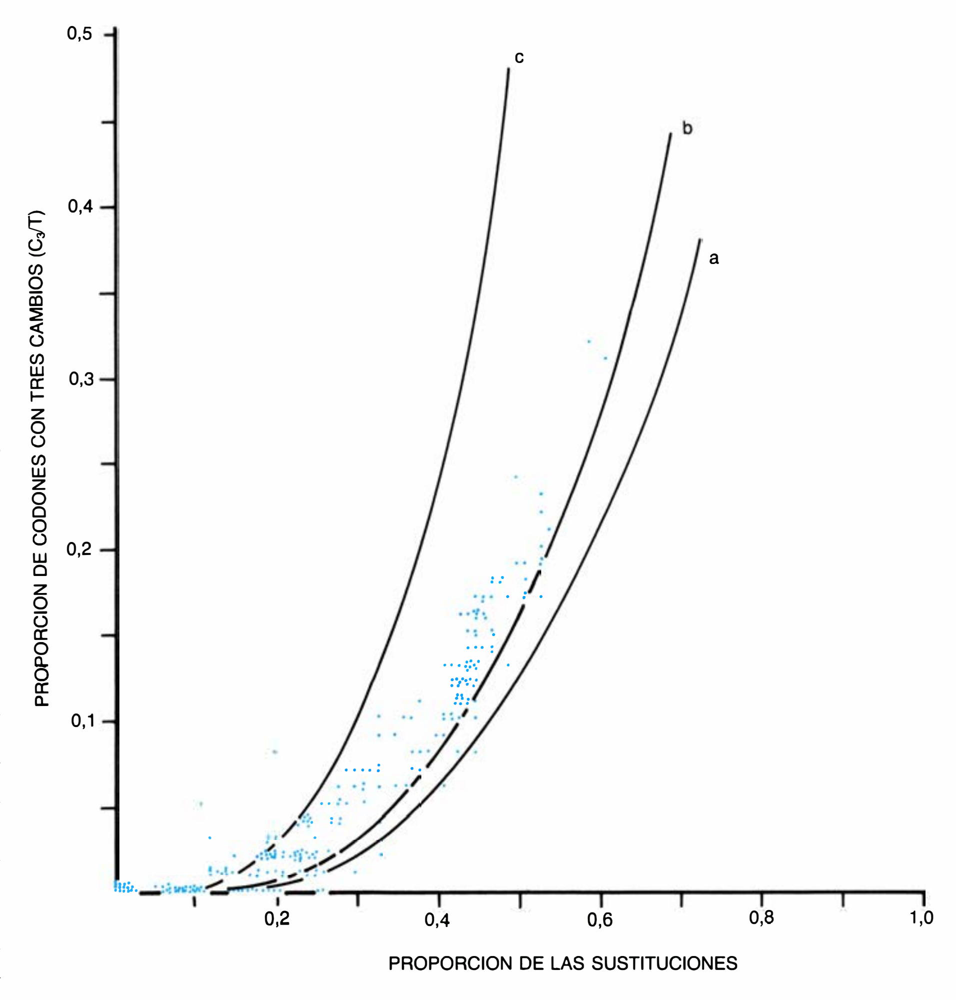
Uno de los elementos del aparato de traducción que influye más en el uso de codones es la población celular de ARN transferentes, la tercera clase importante de moléculas de ARN, que, junto con los ARN mensajeros y los ribosómicos, interviene en la traducción. Cada especie posee más de 40 tipos distintos de ARN transferente; cada uno de estos tipos puede unirse a un aminoácido determinado y a un codón, o a un conjunto de codones sinónimos, que corresponda a ese aminoácido, desempeñando así un papel esencial en la traducción del mensajero. El profesor Ikemura, de la Universidad de Kyoto, ha demostrado que, en la bacteria *Escherichia coli* y en la levadura, los diferentes genes muestran similaridades en sus preferencias de codones, por lo que cabría hablar de un "dialecto" propio de cada especie en el uso de la clave genética. Dicho dialecto estaría relacionado con la abundancia relativa de los distintos tipos de ARN transferente, usándose de preferencia aquellos codones cuyo transferente sea mayoritario en la célula. El sesgo en el uso de codones sería más fuerte en el caso de los genes que poseen un nivel alto de expresión que en los genes que se expresan más débilmente.

Las investigaciones sobre el uso de codones han dado como fruto inesperado un descubrimiento sorpren-

10. PROPORCION DE CODONES CON UN CAMBIO frente a la de sustituciones. La proporción real (*puntos*) de codones con un cambio (C_1/T) queda, para cada valor de la frecuencia de sustituciones (x), entre las predicciones correspondientes a un 100 por ciento (*a*) y un 50 por ciento (*c*) de codones libres para variar.

dente: ciertas especies y las mitocondrias emplean una clave genética ligeramente distinta de la habitual. Consideremos el ejemplo de la bacteria *Mycoplasma capricolum*. Los micoplasmas constituyen el tipo más pequeño de organismo que puede crecer autonómamente; se trata de bacterias que carecen de pared celular, por lo que son extraordinariamente flexibles, y presentan numerosos y variados requerimientos nutritivos debido a cierto número de carencias del metabolismo. Analizando el uso de codones en los genes que dirigen la síntesis de las proteínas ribosómicas del micoplasma se encontró que el codón *UGG* no se usaba en ninguna ocasión, mientras que el codón *UGA*, que normalmente es un codón de terminación, se usaba en seis ocasiones y en sitios en los que debería haber el aminoácido triptófano en la proteína correspondiente. En la clave habitual el único codón que determina triptófano es precisamente *UGG*, de modo que lo más sencillo es suponer que, en *M. capricolum, UGA* significa triptófano.

Esa hipótesis se ha visto confirmada con el aislamiento de un transferente que acepta triptófano y lee *UGA*. El cambio de significado de un codón en el curso de la evolución quizá sólo sea posible si dicho codón no se está utilizando, en el momento del cambio, en esa especie; si así no fuera, el cambio de significado del codón traería consigo el cambio de la estructura primaria de varias proteínas a la vez, un tipo de mutación seguramente letal. Así, el sesgo en el uso de codones tendría, como efecto indirecto, cierto papel en la evolución de la clave genética.



11. PROPORCION DE CODONES CON TRES CAMBIOS frente a la de sustituciones. Esta figura se interpreta como la anterior, excepto en que lo aquí representado es la proporción de codones: C_3/T.

Dado que la mayoría de los codones sinónimos comparten los dos primeros nucleótidos y que los cambios silenciosos son muy frecuentes, cabe esperar que las sustituciones en la tercera posición sean más frecuentes que en las otras dos posiciones, como de hecho sucede. Más interesante es preguntarnos si las sustituciones tienden a agruparse en ciertos codones o se reparten entre todos ellos. Si los cambios se produjeran al azar sobre toda la secuencia, y fueran independientes unos de otros, cabría esperar que la distribución de codones según el número de cambios que presenten se ajustara a la binomial $|x+(1-x)|^3$, siendo x la frecuencia observada de sustituciones. Nuestros resultados permiten descartar esa sencilla hipótesis: se observan menos codones variables de los esperados si todas las sustituciones fueran neutrales. Los resultados de experimentos de simulación con ordenador, en los que las frecuencias de transiciones y transversiones se supusieron iguales a las observadas en los genes para variantes raras de globinas humanas y todas las mutaciones se supusieron neutrales, se ajustan bien a la binomial, por lo que podemos concluir que la diferencia entre la distribución real de codones según el número de cambios y la binomial no se debe a que transiciones y transversiones ocurran con frecuencias distintas. Dicha diferencia tampoco se corrige teniendo en cuenta las diferentes frecuencias con que se presentan los cambios de tipo I, de tipo II y silenciosos.

Los que estudian la evolución de las proteínas emitieron hace años la idea de que no todos los sitios de una proteína admiten cambios con igual facilidad; habría sitios invariables, otros variables y aun otros hipervariables. Cuando interpretamos los datos sobre la base de que quizá no todos los codones acepten mutaciones con igual facilidad, los resultados fueron más satisfactorios. Incluso el modelo más sencillo, según el cual habría sólo dos clases de codones, los variables y los invariables, permite predicciones ajustadas a los datos reales. Hemos estimado que, en las secuencias estudiadas, la proporción de codones invariables sería de 0,11. Una proporción tan baja puede deberse a que estamos mezclando especies próximas y lejanas; si cada gen albergara, en cada especie, un conjunto determinado de codones invariables y dicho conjunto fuera distinto en especies lejanas, cabría esperar que, restringiendo el estudio a especies próximas, la proporción de codones invariables aumentara.

En resumen, nuestros resultados sugieren que, en la evolución de los segmentos de ADN que se transcriben en mensajero maduro, las sustituciones de nucleótidos estarían sujetas a dos tipos de restricciones: restricciones derivadas de la dificultad de que se acepten cambios de un aminoácido por otro muy distinto y restricciones derivadas de la dificultad de que se acepten cambios de aminoácido en determinadas posiciones de la proteína.

Fibronectinas

Proteínas adhesivas, les corresponde mantener a las células en su sitio y guiarlas en sus movimientos migratorios. Los estudios en curso revelan las bases moleculares de su función

Richard O. Hynes

En la compleja arquitectura de los organismos pluricelulares, la mayoría de las células normales ocupan el lugar que les corresponde. Se encuentran ancladas a un entramado de membranas y tejido conjuntivo, compuesto en gran parte por una malla fibrosa de proteínas y otras sustancias. En el cuerpo adulto, unos pocos tipos celulares atraviesan de forma rutinaria esa matriz extracelular, movilidad que es mucho más acusada en ciertas células durante el desarrollo embrionario y el proceso de cicatrización de las heridas. El movimiento está perfectamente organizado y la mayoría de las células alcanzan sus destinos de forma infalible. ¿Cómo se mantiene ese tipo de organización celular, a la vez fija y dinámica? En parte, la respuesta tiene que ver con ciertos tipos de glicoproteínas (proteínas que llevan unidos grupos de azúcares); éstas mantienen adheridas las células a la matriz extracelular.

Las proteínas que responden al nombre colectivo de fibronectinas son, de entre las moléculas que poseen una función de anclaje y organización, las que se conocen con más detalle. Su designación, derivada de las raíces latinas *fibra* y *nectere* (unir o conectar), refleja una de las funciones más obvias de esas proteínas. Actúan como cables y elementos de conexión. Las moléculas de fibronectina pueden agruparse en fibrillas, unirse a las células y conectarlas con otros tipos de fibrillas presentes en la matriz extracelular. La fibronectina también guarda una importante, aunque todavía poco conocida, relación con la organización interna de las células, y su carácter adhesivo hace de ellas un componente fundamental de la coagulación sanguínea y de las rutas seguidas por las células migradoras.

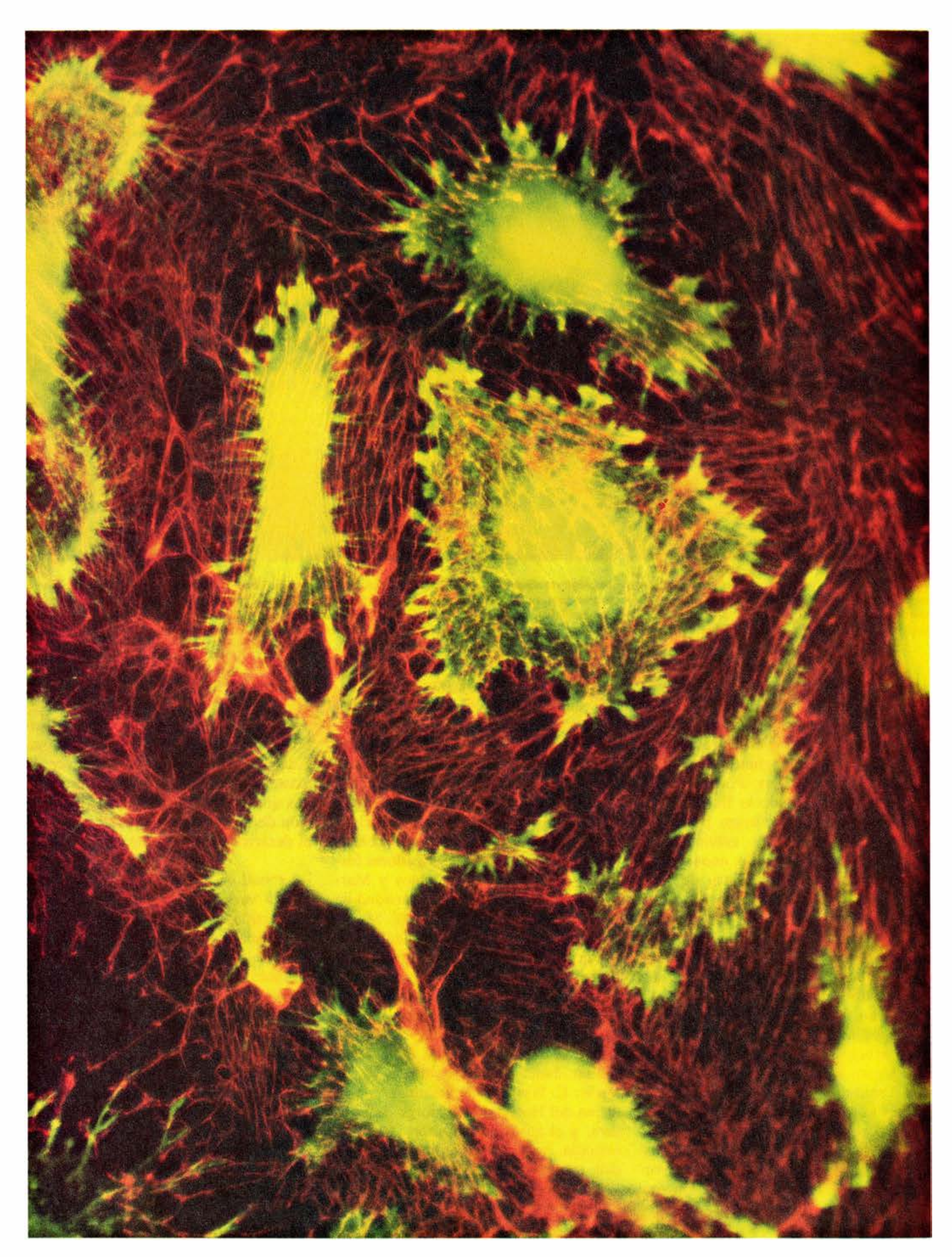
Durante la última década, el estudio de la fibronectina pasó de la mera descripción funcional al conocimiento pormenorizado de su estructura. Así, en primer lugar la molécula se dividió en varios dominios proteínicos, dominios que, según se comprobó posteriormente, estaban formados por módulos aún menores. En cada escalón, la estructura se correlacionó con propiedades concretas, lo que permitió trazar un mapa molecular de funciones. Los estudios moleculares han desentrañando las funciones biológicas de este grupo de proteínas.

Paradójicamente, los primeros indicios sobre la importancia de la fibronectina en el comportamiento organizado de las células se obtuvieron de estudios sobre el cáncer, que se caracteriza precisamente por el desorden. En 1973, a la sazón en la Fundación Imperial para la Investigación del Cáncer, de Londres, comparé las superficies de células normales y tumorales, marcando radiactivamente las proteínas de la superficie celular, proteínas que pueden separarse, según su peso molecular, mediante electroforesis en gel. El marcador radiactivo permitía discriminar las proteínas de superficie; al comparar los geles obtenidos con células normales y los de cancerosas comprobé que una proteína de alto peso molecular, abundante en la superficie de las células normales, no se encontraba en la superficie de las cancerosas. Casi al mismo tiempo, Carl G. Gahmberg y Sen-itiroh Hakomori observaron lo mismo en la Universidad de Washington, habiéndolo confirmado posteriormente otros muchos investigadores. Ahora sabemos que la proteína que faltaba era una fibronectina de la superficie celular.

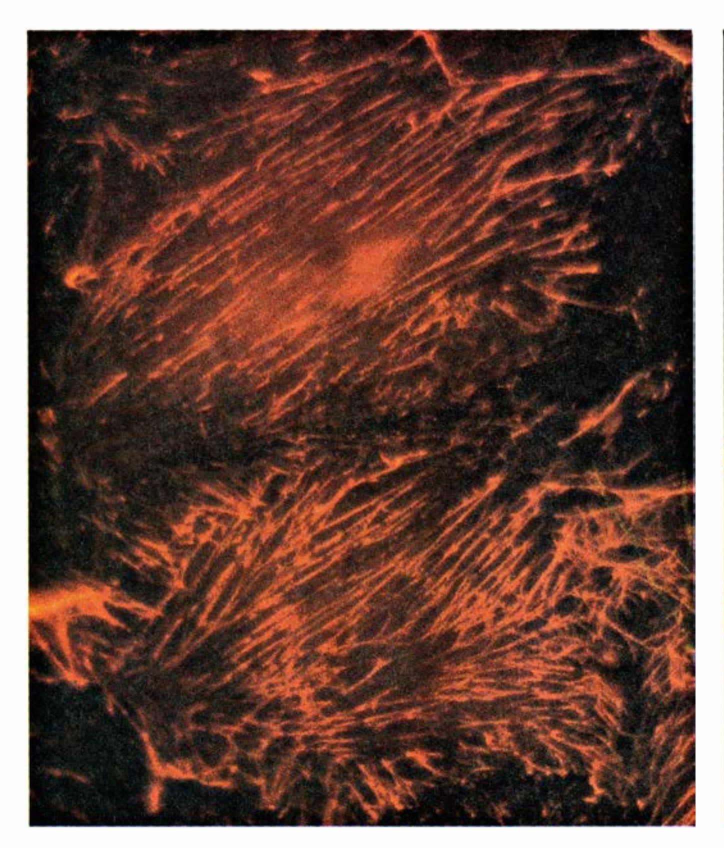
La importancia de ese descubrimiento se ve corroborada por otro tipo de investigaciones. El cultivo de células en placas de petri suele requerir un suplemento de suero obtenido del plasma sanguíneo. El suero contiene factores de crecimiento que estimulan la división celular y ayudan a que las células se adhieran a la placa donde se cultivan. Frederick L. Grinnell, del Hospital Clínico de la Universidad de Texas en Dallas, y Robert J. Klebe, de ese mismo centro en San Antonio, atribuyeron a ciertas proteínas ese efecto del suero: estimular la adhesión celular. Erkki Ruoslahti y Antti Vaheri, de la Universidad de Helsinki, demostraron que una de las proteínas, denominada hoy fibronectina del plasma, era bioquímicamente similar a la fibronectina de la superficie celular. Parecía probable que esta última guardara relación con la adherencia de las células normales y su ausencia fuera la causa de que las células cancerosas se adhiriesen mal a su sustrato.

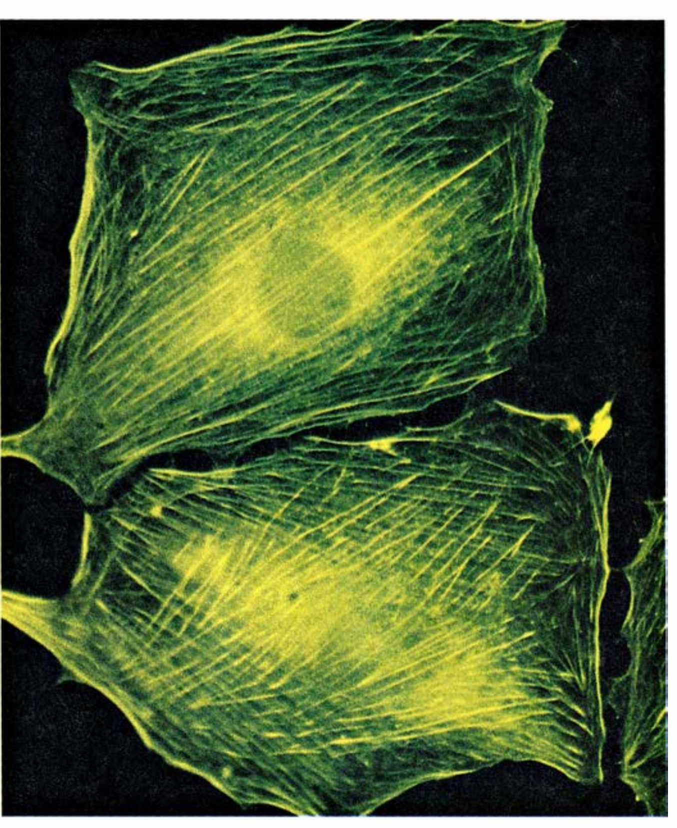
Kenneth M. Yamada e Ira Pastan, del Instituto Nacional estadounidense del Cáncer, e Iqbal Ali, colaborador mío en el Instituto de Tecnología de Massachusetts, confirmaron la importancia de la fibronectina en la adherencia celular. En nuestro laboratorio añadimos fibronectina purificada de células normales a cultivos de células tumorales, observando una mejora espectacular de la adherencia celular. Constatamos, además, un cambio de la forma celular. Las células tumorales, normalmente redondeadas, se aplastaban contra la superficie al adherirse al sustrato de plástico o cristal.

Comprobamos también que las células tumorales tratadas con fibronectinas experimentaban un cambio de la estructura interna. En los tejidos normales, el citoesqueleto, un entramado interno de proteínas estructurales y contráctiles, da forma a las células. Ese citoesqueleto aparece desorganizado en las células tumorales. La adición de fibronectina a las células tumorales restauraba la configuración normal, altamente organizada, del tejido filamentoso formado por la proteína actina, uno de los componentes principales del citoesqueleto. (Importa señalar que la fibronectina no restauraba todas las características de las células normales; las células tratadas seguían multiplicándose en exceso.)



1. MARAÑA ADHESIVA DE FIBRONECTINA (*rojo*) situada debajo de fibroblastos, células del tejido conjuntivo, (*verde*) mantenidos en cultivo. Los propios fibroblastos tendieron la red, adhiriéndose posteriormente a ella. Poco antes de tomarse la fotografía se añadió al medio un agente que bloquea la adherencia. Las células, que en circunstancias normales se mantienen pegadas al fondo por medio de tenues prolongaciones, acaban soltándose ante la presencia del agente. Los fibroblastos se tiñeron mediante un anticuerpo fluorescente contra la actina, una proteína celular. Otro anticuerpo tiñó la fibronectina.





2. MATRICES de fibronectina (*izquierda*) y actina (*derecha*), según se observan en células teñidas con anticuerpos específicos contra esas proteínas, que previamente se habían marcado con un compuesto fluorescente. Las fotografías se realizaron con una luz distinta en cada caso, para excitar diferencialmente ambas tinciones. Así, se distinguen las fibrillas de fibronectina, que mantienen pegadas las células al sustrato, de la red intracelular de actina. La alineación de las matrices internas y externas refleja la presencia de otras proteínas, que, a través de la membrana celular, mantienen conectados los dos juegos de fibrillas.

Estimulados por esos descubrimientos, Antonia Destree, Denisa Wagner y yo mismo investigamos, en células normales, la relación estructural existente entre la fibronectina extracelular y la actina intracelular. Poco después del descubrimiento de la fibronectina se observó que la proteína polimerizaba alrededor de las células, formando largas fibrillas de unos pocos nanómetros (milmillonésimas de metro) de diámetro, que interactuaban con la membrana celular. Las fibrillas pueden teñirse con un anticuerpo que se una específicamente a la fibronectina y que se haya marcado con un compuesto fluorescente.

Gracias a esas técnicas, mis colegas y yo pudimos demostrar la existencia de contactos entre fibrillas situadas a uno y otro lado de la membrana celular. Teñimos la actina del interior celular y la fibronectina del exterior con marcadores fluorescentes diferentes y posteriormente examinamos las células al microscopio. Utilizando un mayor poder de resolución, Irwin I. Singer, del Instituto de Investigaciones Médicas de Bennington, confirmó esas observaciones. Resultaba evidente la existencia de una conexión física entre las matrices formadas por los filamentos de actina del citoesqueleto y la fibronectina extracelular.

El modelo que utilizábamos, la célula tumoral, siguió arrojando datos sobre el papel de la fibronectina en las células normales. Ali encontró que la adición de fibronectina a células tumorales en cultivo estimulaba su movimiento por la superficie de la placa de cultivo. Con el ánimo de dilucidar el papel de la fibronectina en la migración celular in vivo, un grupo de investigadores formado por David R. Critchley y Marjorie A. England, de la Universidad de Leicester, Inglaterra, Byrne W. Mayer y Elizabeth D. Hay, de la Facultad de Medicina de Harvard, y yo mismo, estudiamos embriones tempranos de pollos. Valiéndonos de anticuerpos marcados con fluorescencia detectamos la presencia de fibronectina en zonas donde se daba una intensa emigración celular. Janet E. M. Heasman y Christopher C. Wylie, de la Facultad de Medicina del Hospital St. George de Londres, y el autor encontraron la misma relación entre fibronectina y emigración celular en embriones de anfibios.

Tras muchas investigaciones, Jean Paul Thiery y sus colaboradores, del Instituto francés de Embriología, demostraron que las células de la cresta neural, precursoras del sistema nervioso periférico y de otros tejidos, se mueven a través del embrión por espacios repletos de fibrillas ricas en fibronectina. El grupo de Thiery estudió esas mismas células in vitro y comprobó que la emigración era más intensa cuando se añadía fibronectina. Estos y otros resultados sugieren la existencia de rutas ricas en fibronectinas que guían y promueven la emigración de muchos tipos celulares durante el desarrollo embrionario.

¿Cuál es la base molecular de esa variedad de funciones de la fibronectina? Gran cantidad de datos bioquímicos, obtenidos en laboratorios de todo el mundo, han permitido establecer un modelo de la molécula de fibronectina que establece una clara correlación entre las funciones de la proteína (su capacidad de unirse o adherirse) y su estructura.

Se trata de un dímero compuesto por dos subunidades idénticas, cada una de un peso molecular aproximado de 250.000 dalton (un dalton es la masa de un átomo de hidrógeno); la unión de las subunidades tiene lugar por uno de sus extremos mediante puentes disulfuro. La cadena proteínica de cada subunidad forma una estructura que mide de 60 a 70 nanómetros de longitud y de 2 a 3 de grosor. Esa estructura, a su vez, está dividida en una serie de dominios menores, donde la cadena proteínica se pliega intensamente. Se de-

finen esos dominios por la acción de enzimas proteolíticas (esto es, que degradan proteínas). Al tratarla con esas enzimas, la cadena de fibronectina se corta por las zonas menos plegadas, las que conectan los diferentes dominios; quedan éstos intactos, igual que lo hacen las cuentas de un collar cuando se corta el hilo que las une.

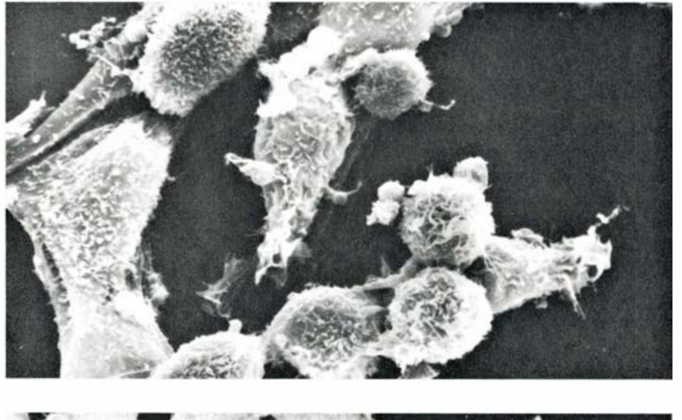
Según parece, a cada dominio le corresponde una de las funciones de unión de la fibronectina. Por ejemplo, se sabe desde hace tiempo que la fibronectina se une al colágeno y a la fibrina, otras dos glicoproteínas, componentes importantes de las matrices extracelulares. Para identificar los dominios que se unen específicamente a cada glicoproteína se corta la fibronectina con enzimas proteolíticas y se ponen en contacto los productos de la digestión con matrices de colágeno y fibrina.

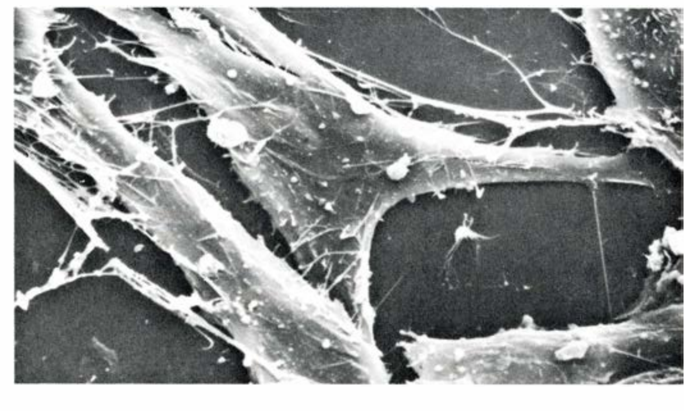
La fibronectina puede hacer de puente entre la superficie celular y el colágeno y la fibrina, por lo que debe poseer también un dominio capaz de unirse a las células. Se han aislado fragmentos de fibronectina capaces de unir las células al plástico (al que se pegan la mayoría de las proteínas, independientemente de la estructura que posean). Tales fragmentos contienen solamente la región que se une específicamente a la célula, y no son capaces de establecer una unión entre las células y la fibrina o el colágeno. La molécula de fibronectina, en la que ya se ha cartografiado varias de sus funciones de unión, puede contemplarse como un ensamblador versátil, capaz de unir células y proteínas extracelulares en complejas estructuras por medio de sus diferentes dominios.

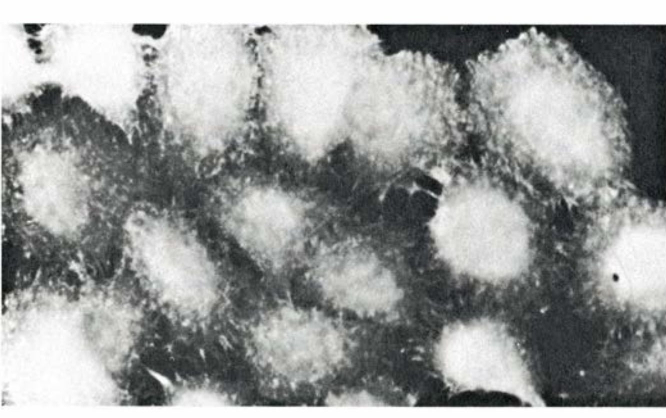
Para examinar la estructura de la fibronectina con una mayor resolución es necesario determinar la secuencia lineal de los aminoácidos que componen la molécula. Dado que cada subunidad contiene más de 2000 aminoácidos, no resulta fácil secuenciar directamente la proteína, pese a lo cual Torben Petersen, Karna Skorstengaard, Staffan Magnusson y sus colaboradores, de la Universidad de Aarhus, Dinamarca, lo han hecho con buena parte de la molécula de fibronectina plasmática de bovino.

En una proteína del tamaño de la fibronectina, la forma más rápida de resolver la secuencia de aminoácidos es descifrarla indirectamente, a partir de la secuencia de ADN del gen que la determina. Las técnicas de recombinación de ADN permiten aislar el ADN que determina la proteína y averiguar en poco tiempo su secuencia de nucleótidos. De ésta, y de acuerdo con el código genético, se deduce la secuencia de aminoácidos de la proteína. Este tipo de aproximación ha permitido a Jean Schwarzbauer y John Tamkun, de mi laboratorio, y a Alberto Kornblihtt, Karen Vibe-Pedersen y Tito Baralle, de la Universidad de Oxford, secuenciar fibronectinas humanas y de rata. Los datos de las fibronectinas humanas, de rata y de bovinos concuerdan bastante y permiten esbozar una imagen de la molécula en la que estructrura y función pueden correlacionarse con mayor detalle.

Los datos obtenidos en los experimentos de secuenciación demuestran que, en su mayor parte, la molécula de fibronectina consta de secuencias breves de aminoácidos que se repiten muchas veces. Tales secuencias responden a tres tipos generales; los miembros de cada una de las series son similares, pero no idénticos. Todos los dominios estructurales y funcionales de la fibronectina contienen una o más de esas secuencias repetidas. Así, por ejemplo, en cada subunidad de la proteína existen dos dominios capaces de unirse a la fibrina. Esos dominios contienen la secuencia de tipo I, que se repite tres veces en uno de los dominios y cinco en el otro. Las secuencias repetitivas son funcionales: las secuencias

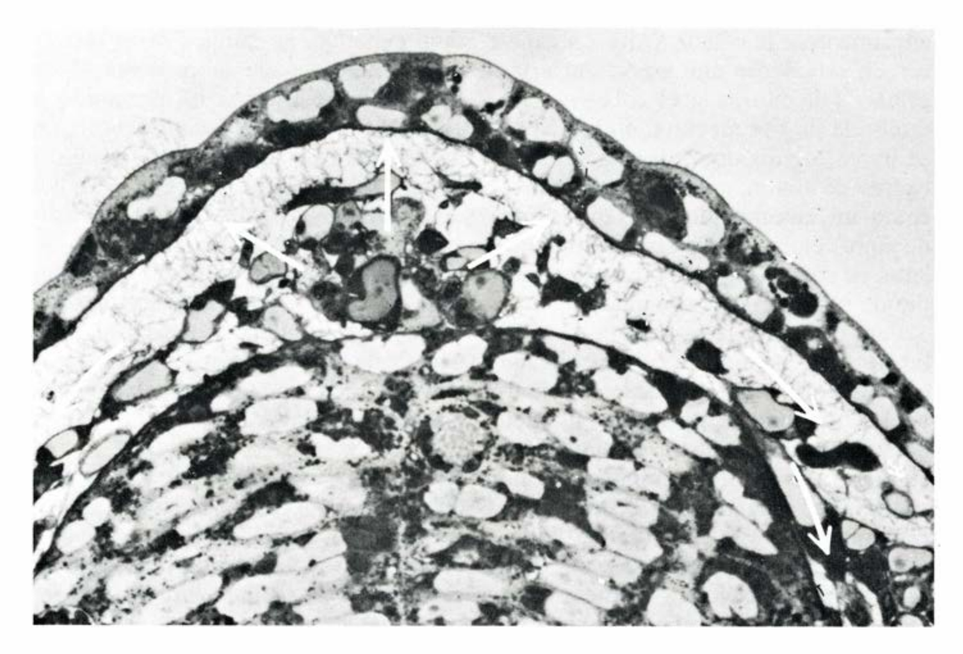


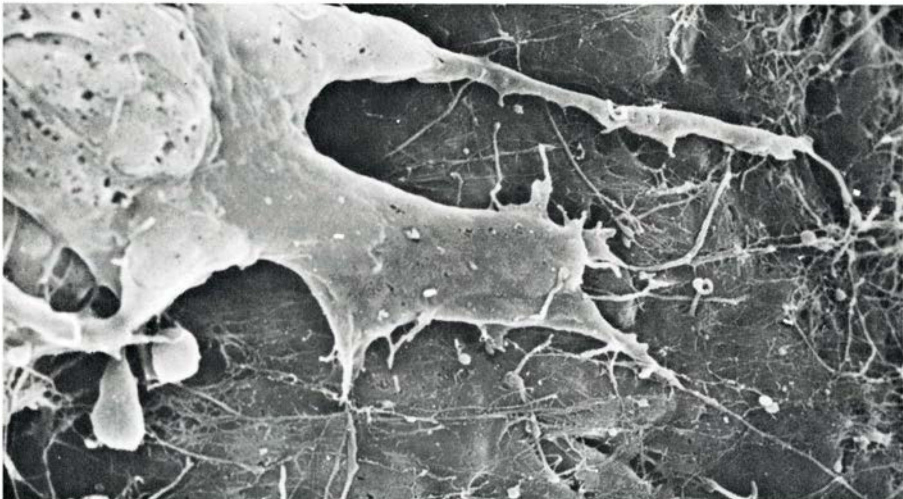






3. ADHERENCIA Y ORGANIZACION CELULAR pueden optimizarse si a las células tumorales se les añade fibronectina, proteína de la que generalmente carecen. Las células tumorales no tratadas apenas si se adhieren al sustrato, manteniendo una forma redondeada (*arriba, izquierda*). Un anticuerpo marcado tiñe la típica matriz interna de actina, que aquí muestra el completo desorden característico de esas células (*abajo, izquierda*). Tras la adición de fibronectina procedente de cultivos celulares normales, las células tumorales se adhieren al sustrato, cambiando su morfología (*arriba, derecha*). La red de actina de las células tumorales tratadas recuperan su organización normal (*abajo, derecha*). Las electromicrografías superiores son obra de Kenneth Yamada.





4. LA FIBRONECTINA REVISTE LAS SENDAS MIGRATORIAS de las células de la cresta neural en el embrión de una especie de anfibio. Arriba se muestra un corte transversal del tubo neural, una estructura hueca, precursora del cerebro y de la médula espinal. En su parte superior se encuentran las células de la cresta neural, que migran externamente, alrededor del tubo neural, y forman el sistema nervioso periférico y otros tejidos. Las células se mueven (*flechas*) a través de una matriz proteínica rica en fibronectina, de color más claro en esta micrografía. Una electromicrografía de barrido (*abajo*) muestra una célula de la cresta neural moviéndose por el tubo. Las imágenes son de Jan Löfberg, de la Universidad de Uppsala.

de tipo I, aisladas, probablemente sean capaces de unirse a la fibrina. De la misma manera, las repeticiones de tipo III actúan como núcleo funcional del dominio responsable de la unión a las células.

Tamkun y Erich Odermatt han demostrado que, por regla general, en el gen de la fibronectina cada uno de esos pequeños módulos funcionales está determinado por un único exón, segmento de ADN que se expresa en proteína y que está separado de otros exones del mismo gen por segmentos de ADN que no se expresan, los intrones. Así, por ejemplo, el dominio responsable de la unión a la fibrina, que está formado por tres unidades, viene determinado por tres exones, uno por cada una de las secuencias repetidas de tipo I. Probablemente ocurra lo mismo con el dominio formado por cinco unidades. La misma correspondencia de uno a uno existente entre exones y módulos proteínicos puede darse también entre las secuencias repetidas de tipo II. No obstante, la mayoría de las secuencias repetidas de tipo III están determinadas por un par de exones adyacentes, responsables, al parecer, de distintas subestructuras del módulo proteínico.

La estructura del gen de la fibronectina parece, pues, apoyar la idea, inicialmente propuesta por Walter Gilbert, de Harvard, de que los exones se corresponden con los módulos funcionales de las proteínas. Sugiere, también, que el gen evolucionó a partir de tres minigenes primordiales, cada uno de los cuales determinaba una proteína semejante a cada uno de los tres tipos de módulos proteínicos observados en la fibronectina. En el transcurso de la evolución, los minigenes se duplicaron una o varias veces, ensamblándose las copias en el gen que conocemos hoy. Como han demostrado Hideyasu Hirano, Yamada y sus colaboradores del Instituto Nacional estadounidense del Cáncer, ésta consta de unos 50 exones. Paralelamente, las copias divergieron unas de otras, reteniendo no obstante características comunes que reflejan su parentesco.

El grado de divergencia existente entre las secuencias repetidas determinadas por esas unidades genéticas da idea de la edad del gen de la fibronectina. Cualquiera de esas secuencias repetidas se parece más a la secuencia correspondiente de otro mamífero que a las secuencias del mismo tipo presentes en la misma molécula de fibronectina. Por ejemplo, la secuencia repetida de tipo III, de 90 aminoácidos, que conforma el núcleo del dominio responsable de la unión con las células, coincide en más del 90 por ciento de su secuencia en la fibronectina humana, de bovinos y de rata, mientras que en la fibronectina de una sola de esas especies las coincidencias entre las diversas secuencias de tipo III es sólo del 30 por ciento.

Según parece, los minigenes se duplicaron y empezaron a divergir mucho antes de que los ancestros de los mamíferos partieran por caminos evolutivos distintos. De hecho, es probable que el gen de la fibronectina se originase a partir de los minigenes primordiales en los primeros estadios de la evolución de los organismos pluricelulares. Cabe argumentar que, para que surgieran organismos pluricelulares, debieron desarrollarse antes proteínas adherentes, como la fibronectina, capaces de mantener unidas las células. Pruebas provisionales sugieren que hasta los organismos pluricelulares actuales más sencillos (esponjas, erizos de mar y otros invertebrados) poseen fibronectina.

En el caso de que el gen de la fibronectina se formara a partir de una serie de bloques funcionalmente independientes, ¿hay alguna posibilidad de que tales bloques se hayan incorporado también a otros genes? Si, según Gilbert, los exones pueden mezclarse durante la evolución, habrá cierta probabilidad de encontrarlos en genes no emparentados. En efecto, la comparación de la fibronectina con las secuencias de aminoácidos de otras proteínas

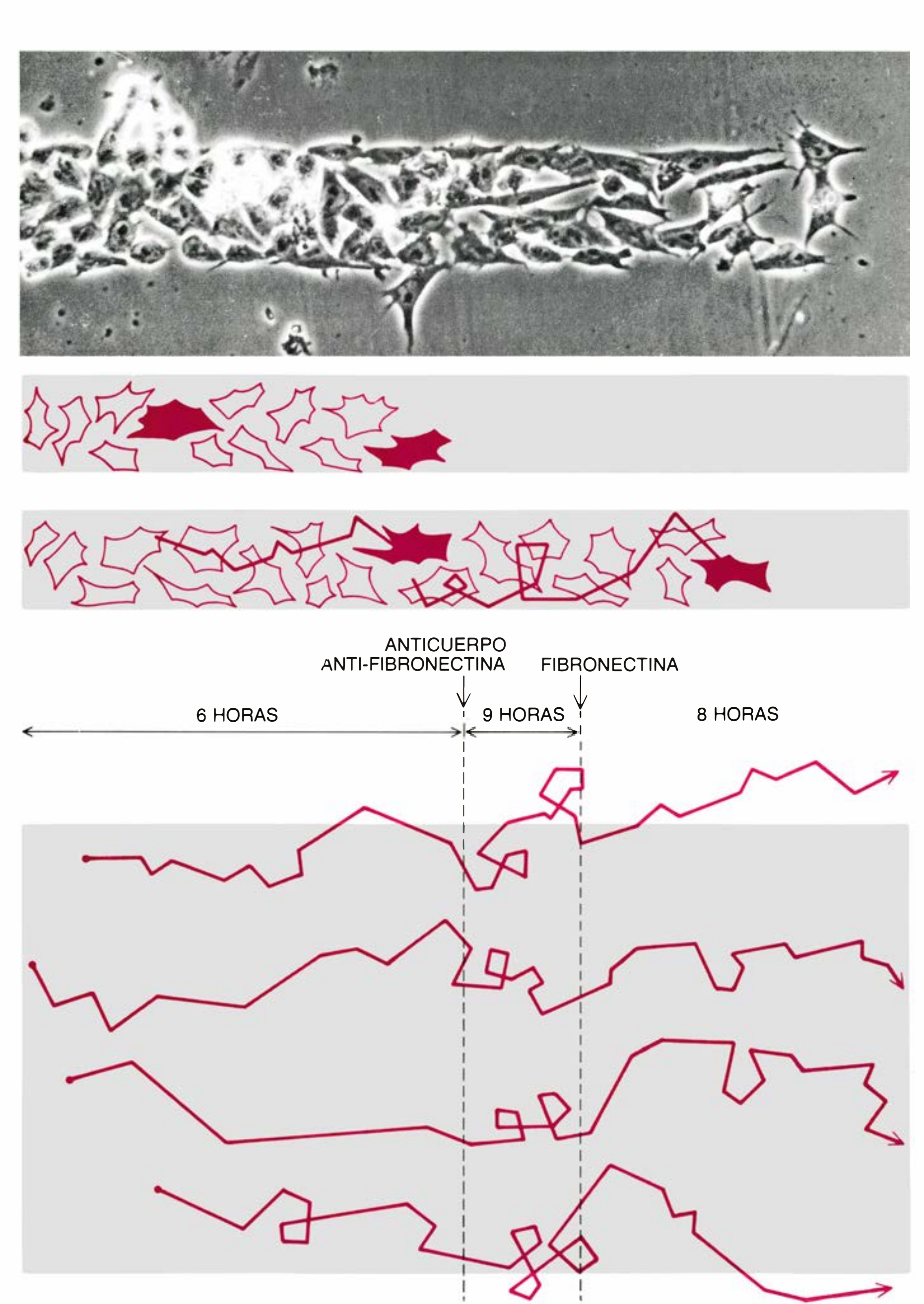
habla en favor de dicha mezcla de exones. Así, según ha demostrado Laszlo Patthy, del Instituto de Enzimología de Budapest, el activador del plasminógeno, enzima que se une a la fibrina, y la escinde, contiene un segmento homólogo a la secuencia repetida de tipo I de la fibronectina. Al igual que ocurre con esa secuencia repetida, su segmento proteínico homólogo también es responsable de la afinidad de la molécula correspondiente por la fibrina, y también está determinada por un solo exón.

Aunque los exones que conforman el gen de la fibronectina se corresponden directamente con unidades funcionales de la proteína, no todos ellos se expresan en todas las moléculas de fibronectina. El propio gen no varía, pero el estudio de los ARN mensajeros (moléculas que dirigen la síntesis de las moléculas de fibronectinas), efectuado en mi laboratorio y en Oxford, demuestra que a partir de ese único gen se pueden obtener hasta 12 versiones distintas de la proteína. Cada tipo celular sintetiza un conjunto distinto de variantes. Las células del hígado, por ejemplo, fabrican sólo fibronectina plasmática. Se sabe que esa variabilidad deriva de las diferentes posibilidades de cortes y empalmes que puede sufrir el transcrito primario de ARN, la copia directa del gen. Durante ese proceso de maduración se eliminan los intrones; los exones, una vez empalmados, forman el ARN mensajero, que finalmente se traduce a proteína.

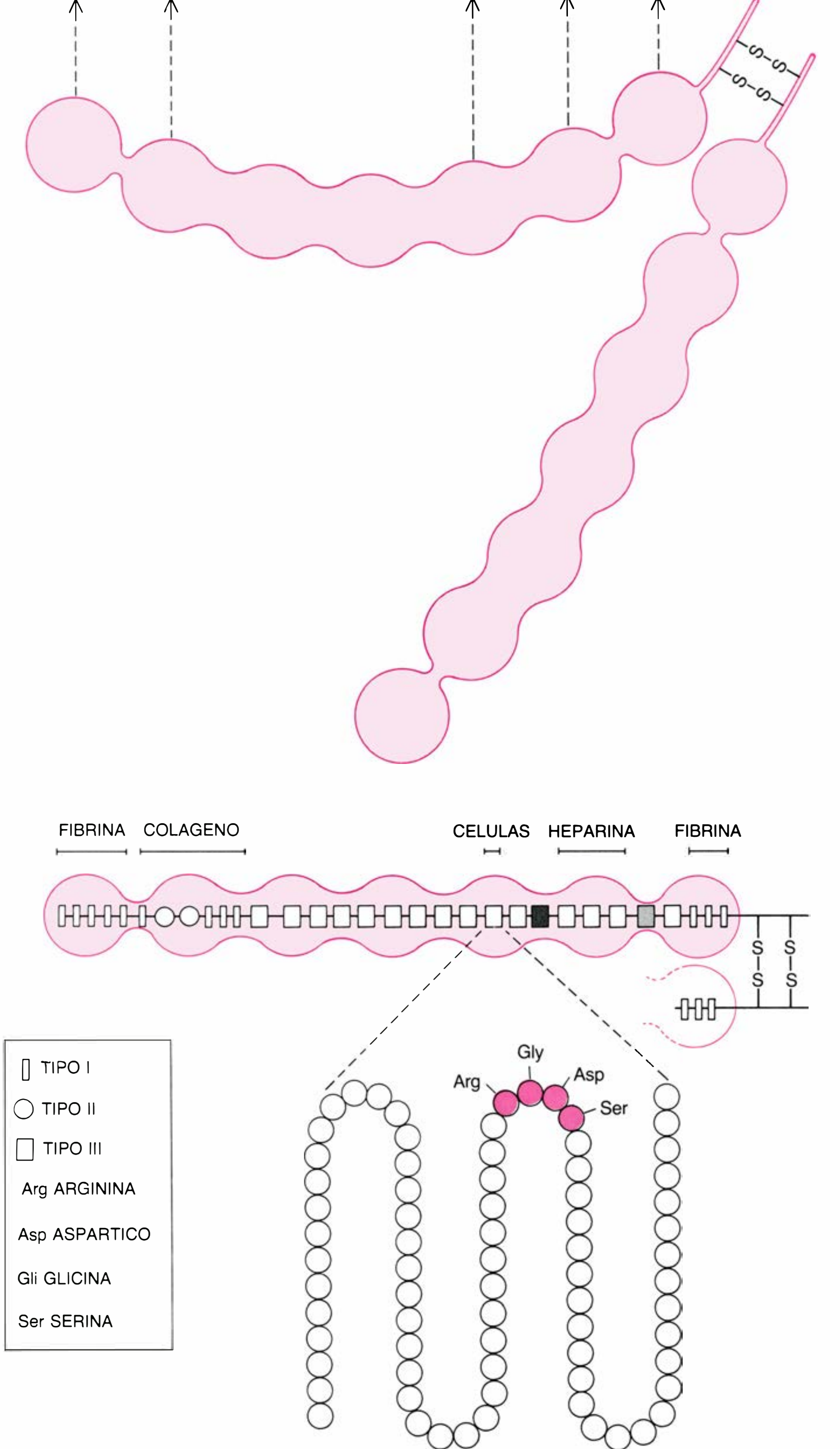
Cuando el transcrito de ARN del gen de la fibronectina se reempalma, se conservan la mayoría de los exones, pero otros se eliminan junto con los intrones. Pueden registrarse esas deleciones al menos en dos lugares del gen de la fibronectina, y posiblemente en más. Schwarzbauer, Tamkun y Jeremy Paul, en trabajos realizados en mi laboratorio, han confirmado que los ARN mensajeros resultantes se traducen a proteínas que difieren por la presencia o ausencia de los módulos proteínicos determinados por los correspondientes exones involucrados en el proceso diferencial de cortes y empalmes. Según la alternativa de ensamblaje del ARN mensajero por la que se haya optado, las subunidades de fibronectina (la mitad del dímero) pueden constar de 2145 a 2445 aminoácidos. Entre esos extremos se encuentran varias combinaciones de módulos proteínicos.

La existencia de opciones alternativas en el proceso de corte y empalme no está exenta de consecuencias funcionales. Valen de ejemplo las fibronectinas sintetizadas por las células del hígado y por los fibroblastos (células del tejido conjuntivo). La fibronectina plasmática que elabora el hígado, y que circula libremente por la sangre, carece siempre de una secuencia específica de tipo III. Esa secuencia sí se encuentra en la fibronectina fabricada por los fibroblastos, una forma de la proteína que polimeriza fácilmente en matrices fibrilares insolubles. Se ignora, sin embargo, la relación precisa que puedan guardar las distintas opciones alternativas de maduración y esas variaciones funcionales, como tampoco se conoce la regulación de dicho proceso de maduración.

Los avances registrados en el conocimiento molecular de la fibronectina han permitido a los investigadores estudiar con detalle las interacciones entre ésta y otras proteínas. Sin lugar a dudas, las interacciones de la fibronectina con las proteínas de la superficie celular son las que mejor se conocen. El menor fragmento de fibronectina capaz de unirse a las células, y por tanto al cristal o al plástico, que se haya ais-



5. MIGRACION CELULAR EN UN CULTIVO, guiada y promovida por las moléculas de fibronectina. Una banda de proteína, situada sobre la superficie de una placa de cultivo, define la ruta por donde se mueven las células de la cresta neural (*arriba*). Los esquemas (*centro*) muestran las situaciones de algunas células al poco de iniciarse la emigración y después de cierto intervalo. Se resigue con una línea su trayectoria. En otro experimento (*abajo*) se dejó que las células de la cresta neural se moviesen durante seis horas por un camino de fibronectina. Al cabo de ese tiempo se añadieron anticuerpos contra la fibronectina al medio de cultivo, inactivándose la proteína. El movimiento celular se hizo más lento y menos preciso. Nueve horas después se lavó el anticuerpo y se añadió más fibronectina al cultivo. Las células retomaron entonces el camino. Los experimentos se deben a Jean Paul Thiery y sus colaboradores, del Instituto francés de Embriología.



6. MOLECULA DE FIBRONECTINA, formada por dos subunidades idénticas (*arriba*), unidas por un par de puentes disulfuro (*S–S*). La acción de enzimas proteolíticas (que degradan proteínas) revela que cada subunidad está dividida en dominios, que se resisten a la degradación, puestos que en ellos la cadena proteínica se encuentra muy plegada. Los dominios (representados esquemáticamente a modo de ondulaciones) determinan la capacidad de la fibronectina de unirse a varios tipos de proteínas y superficies membranosas. La secuencia de aminoácidos de la fibronectina revela cierta estructuración de los dominios, con la presencia de pequeños módulos proteínicos repetidos, que pueden clasificarse en tres tipos, en razón de la semejanza de sus secuencias (*abajo*). Se muestra la construcción modular de una de las subunidades de la fibronectina, con los tres tipos de secuencias repetidas representados por rectángulos, círculos y cuadrados. Un módulo aparentemente distinto se indica en color gris claro. Aparece en gris oscuro una secuencia de tipo III, que falta en algunas variantes de la molécula de fibronectina. Las secuencias repetidas presentan ligeras variaciones; la secuencia de aminoácidos arginina-glicina-aspártico-serina distingue la secuencia repetida de tipo III, propia del dominio responsable de la unión con las células, de otras secuencias de tipo III. Para que la fibronectina se engarce a las células, resulta crucial la presencia de esa secuencia de aminoácidos.

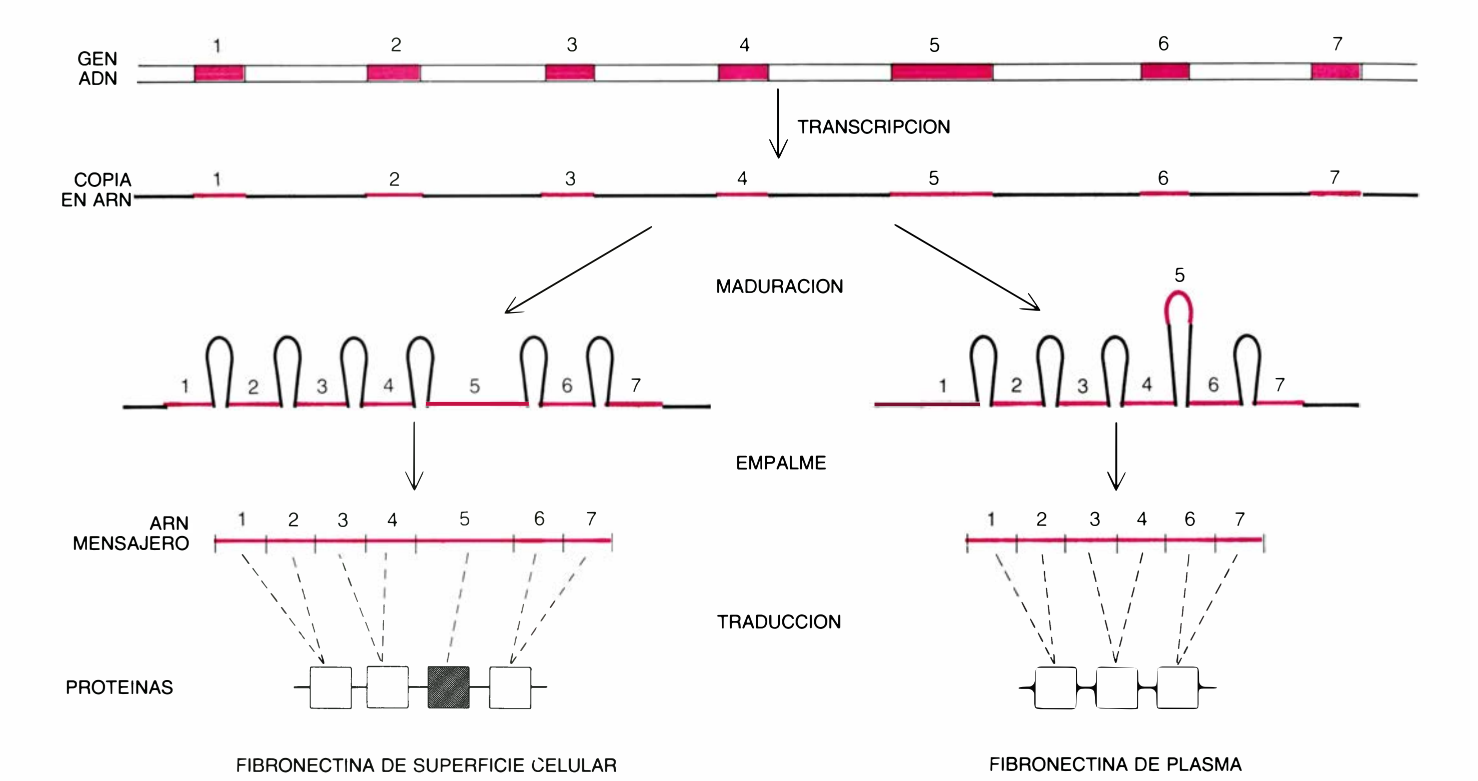
lado hasta la fecha abarca 108 aminoácidos. Michael D. Pierschbacher y Ruoslahti y sus colaboradores, de la Fundación para la Investigación del Cáncer de La Jolla, que identificaron dicho fragmento, han sintetizado una serie de péptidos (secuencias de varios aminoácidos) que forman parte del fragmento. Entre esos péptidos sintéticos buscaron el más pequeño que conservaba la propiedad de mantener unidas las células.

Sorprendentemente, encontraron que en ciertas condiciones, un péptido de sólo cuatro aminoácidos de largo instaba la adherencia celular. El péptido, formado por los aminoácidos arginina, glicina, ácido aspártico y serina, en ese orden, no se adhería directamente al plástico o al cristal, sino que debían éstos modificarse químicamente, o cubrirse con otra proteína a la que pudiera engancharse el péptido. En esas circunstancias, el péptido sintético, o péptidos más largos que portaran su secuencia, determinaban la adherencia de las células.

Cuando se añadía el péptido en forma soluble a una placa con células y una capa de fibronectina, mostraba tendencia a impedir que las células se pegasen a la superficie, señal de que competía con la fibronectina por los correspondientes sitios de unión con las células. Sin embargo, la afinidad del péptido por la superficie celular era menor que la de la molécula de la fibronectina entera, pues para que la competencia fuera eficaz debía añadirse en concentraciones altas. Obviamente, la secuencia de cuatro aminoácidos es sólo una parte del dominio responsable de la unión a las células, aun cuando se trate de una parte importante, pues define un sitio activo de la interacción con las células.

Pierschbacher y Ruoslahti, así como Yamada y sus colaboradores, comprobaron que la secuencia inicial de tres aminoácidos, arginina-glicina-aspártico, no podía alterarse sin que se inactivara el péptido sintético. El péptido conservaba la actividad, en cambio, cuando la serina de la cuarta posición se sustituía por algún otro aminoácido. Quizá resulte significativo el que uno de los segmentos de fibronectina que varía según la alternativa de maduración elegida contiene la secuencia arginina-glicina-valina. Ese segmento podría constituir un segundo punto de unión a la célula, y su presencia o ausencia bien pudiera guardar alguna relación con las variaciones funcionales que se dan en la fibronectina.

La fibronectina no sólo se une a la



7. OPCIONES DE MADURACION que permiten que el único gen de la fibronectina se exprese en diversas formas proteínicas. Dos ejemplos de ello son la fibronectina de superficie celular, fácilmente polimerizable en fibrillas, y la fibronectina plasmática, que circula por la sangre en forma soluble y que carece de la secuencia repetida de tipo III presente en la otra forma. La secuencia repetida está determinada por un exón grande (*5*), y viene flanqueada por otras repeticiones de tipo III, determinadas a su vez por dos exones, de menor tamaño. La copia inicial de ARN, transcrita directamente a partir del gen (parte del cual se muestra arriba), contiene todos los exones. En fibroblastos y otros tipos celulares la maduración del ARN conlleva la eliminación de todos los intrones, segmentos no informativos intercalados entre los exones. Por su parte, los exones se empalman en el ARN mensajero, que se traduce a fibronectina de superficie celular (*izquierda*). En las células de hígado, el exón grande se elimina junto con los intrones. La proteína resultante es la fibronectina plasmática (*derecha*).

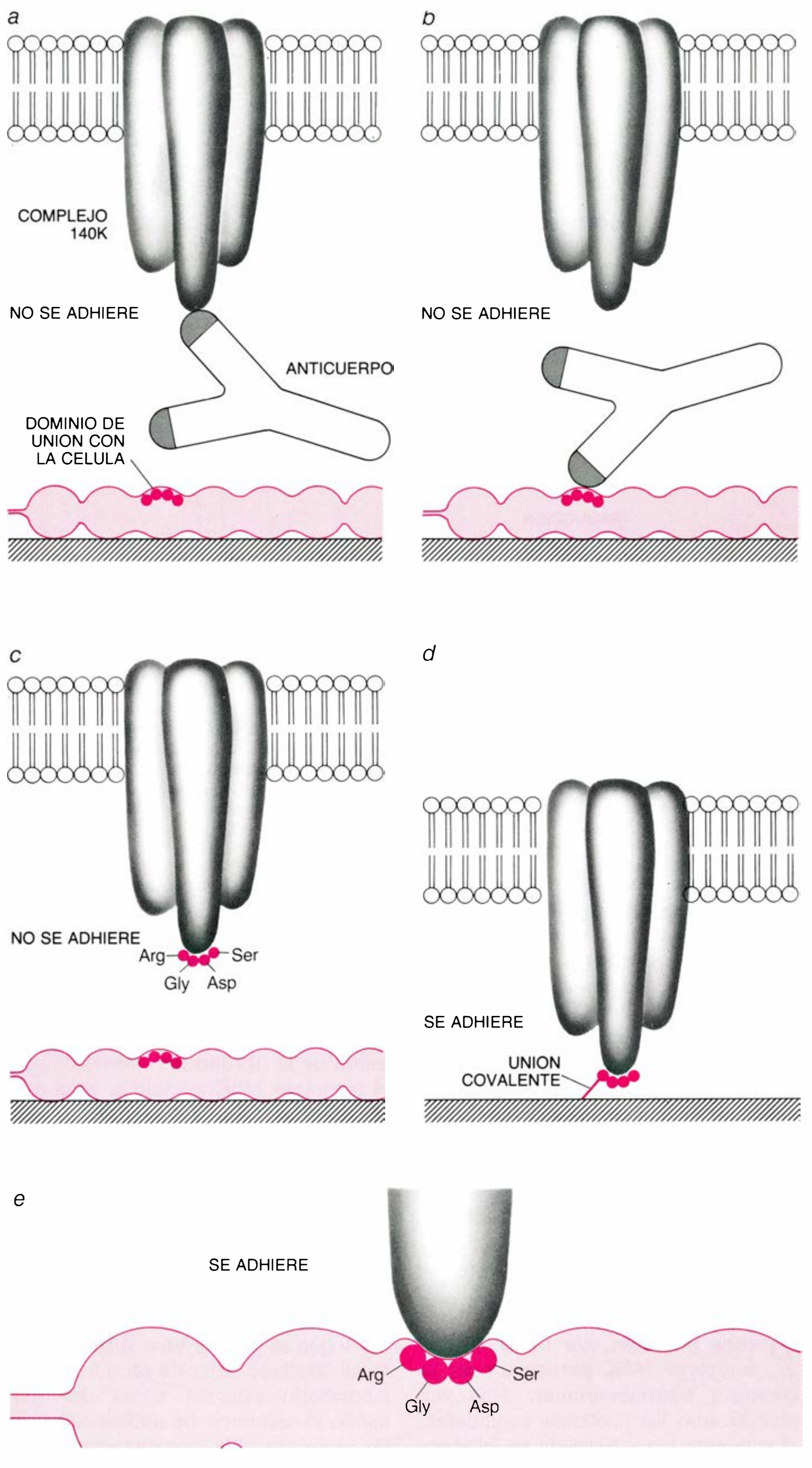
superficie celular; también interactúa con los filamentos de actina presentes en el interior de la célula. La interacción debe establecerse con el concurso de una estructura de la membrana celular, probablemente una o varias proteínas que se sitúan en la membrana, entre las fibrillas de fibronectina del exterior celular y el citoesqueleto interno de actina. ¿Cómo identificar esas moléculas? Probablemente, el mismo complejo proteínico que lleva a cabo la conexión a través de la membrana interactúa también con la fibronectina durante el proceso de adherencia celular; de ser así, cabría emplear las moléculas que interfieran con la adherencia de las células a un sustrato a modo de sondas para identificar las proteínas de la membrana.

Clayton A. Buck, Caroline Damsky, Karen Knudsen y Rick Horwitz, del Instituto Wistar de Anatomía y Biología de la Universidad de Pennsylvania, y Jeffrey Greve y David I. Gottlieb, de la Universidad de Washington en San Luis, pusieron a punto esas sondas preparando anticuerpos contra una serie de proteínas de la superficie celular. Sometieron a ensayo la capacidad de cada anticuerpo para bloquear la adherencia de las células a superficies cubiertas con fibronectina. Los dos grupos encontraron que la adherencia quedaba bloqueda cuando se utilizaban anticuerpos que reconocían, y se unían a, un complejo de tres glicoproteínas de superficie, de un peso molecular aproximado de 140.000 dalton cada una. En conjunto reciben el nombre de complejo 140K. El grupo de Pennsylvania y Wen-Tien Chen, de la Universidad de Georgetown, que trabajaba con Yamada, utilizaron anticuerpos fluorescentes para demostrar que el complejo 140K se encontraba precisamente en los puntos donde las fibrillas de fibronectina y los filamentos de actina establecían contacto con la membrana celular.

Parecía probable, por tanto, que el complejo 140K participara en la conexión transmembranar. Una vez identificadas las proteínas candidatas, el siguiente paso consistía en obtener pruebas más directas de la unión entre el complejo y la fibronectina. Robert Pytela, Pierschbacher y Ruoslahti expusieron mezclas heterogéneas de proteínas, extraídas de las células, a una matriz de fibronectina, comprobándose que, de toda la mezcla, la fibronectina "escogía" el complejo 140K. Horwitz, Yamada y sus colaboradores, en cambio, optaron por purificar las proteínas de 140.000 dalton reconocidas por los anticuerpos que bloqueaban la adherencia y demostraron que esas proteínas se unían a la fibronectina.

En ambos tipos de experimentos, los péptidos que contenían la secuencia arginina-glicina-aspártico inhibían la unión de la fibronectina, señal de que el complejo 140K no sólo se unía a la fibronectina, sino que lo hacía específicamente por el dominio responsable de la unión con las células. En conjunto, las pruebas apoyan sólidamente la hipótesis según la cual el complejo 140K participa en la conexión transmembranar entre fibronectina y actina. El conocimiento más preciso de cómo funciona el complejo habrá de aguardar a que se efectúe un análisis estructural detallado. En este sentido, en mi laboratorio estamos ahora determinando la secuencia de aminoácidos de las proteínas 140K por métodos de recombinación de ADN.

¿Qué aclaran estos datos moleculares sobre el papel de la fibronectina en la dinámica de la organización pluricelular, en concreto sobre la migración celular? Para demostrar que la fibronectina interactúa con las células migradoras mediante sus dominios de unión a las células, Thiery y sus colegas Jean-Claude Boucaut y Thierry Darri-



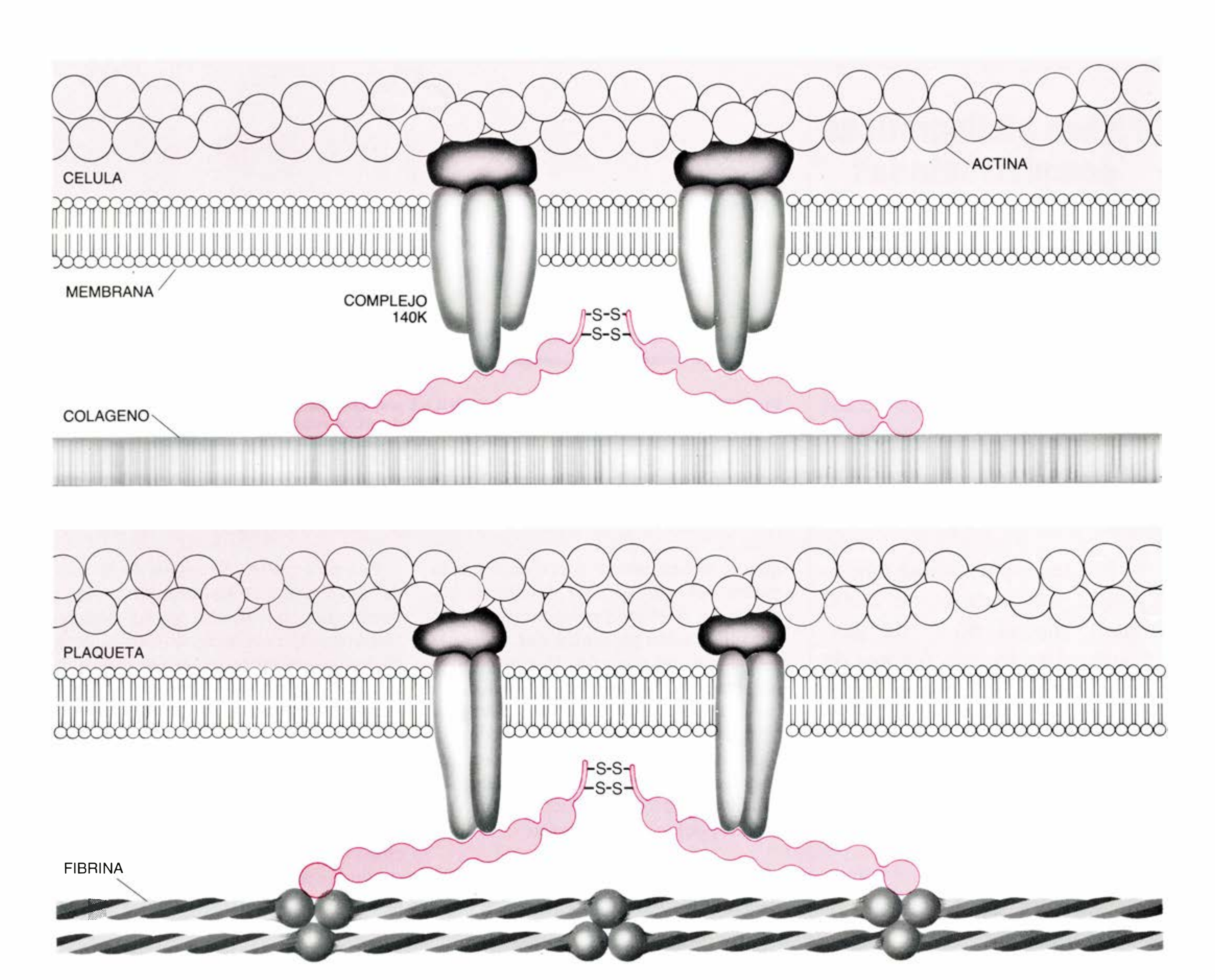
8. ESTRATEGIAS EXPERIMENTALES utilizadas para manipular la adherencia celular. Ponen de manifiesto las interacciones moleculares que se dan en dicho proceso. Los anticuerpos contra el denominado complejo 140K, un conjunto de tres glicoproteínas de la membrana celular, impiden que la célula se pegue a una superficie recubierta con fibronectina (*a*). Ello sugiere que dicho complejo desempeña un papel decisivo en la adherencia celular. Los anticuerpos contra el dominio de la fibronectina responsable de la unión con las células también bloquean la adherencia (*b*), confirmándose que el complejo 140K interactúa con ese dominio. Un péptido sintético de cuatro aminoácidos que simula a otro, presente en el dominio de unión con la célula, inhibe igualmente la adherencia, quizá porque compite con el dominio por unirse al complejo 140K de la membrana celular (*c*). La secuencia que mimetiza el péptido sintético debe definir un sitio activo del dominio de unión con la célula; confirma esa hipótesis el que el propio péptido provoca la adherencia cuando se fija a una superficie (*d*). En resumen, el complejo 140K y la secuencia de cuatro aminoácidos presente en la fibronectina, en el dominio de unión con las células, determinan una reacción de adherencia (*e*).

bère, inyectaron anticuerpos contra dicho dominio en embriones tempranos de pollo y anfibios. En ensayos aparte examinaron también el efecto del péptido de cuatro aminoácidos. Ambos compuestos inhibían el movimiento celular en los embriones en desarrollo.

Presumiblemente el complejo de la superficie celular que se une a la fibronectina durante el proceso de adherencia desempeñe también un papel decisivo en la migración. Marianne Bronner-Fraser, de la Universidad de California en Irvine, encontró que los anticuerpos contra el complejo 140K, inyectados en embriones tempranos de pollo, inhibían la emigración celular. La inhibición no se daba, en cambio, cuando se utilizaba, a modo de control, una preparación de anticuerpos no específicos. De estos experimentos cabe deducir, por tanto, que las interacciones moleculares que determinan la adherencia celular operan también en la migración celular embrionaria.

En el cuerpo adulto, el movimiento celular no es tan intenso como en el embrión. No obstante, durante la sanación de las heridas emigran hacia la zona afectada gran número de células. Atraviesan el coágulo sanguíneo, una estructura formada principalmente por fibrina, aunque también contiene bastante fibronectina, que se une a la fibrina durante la formación del coágulo. Según ha demostrado Deane F. Mosher, de la Facultad de Medicina de la Universidad de Wisconsin, el factor XIII, enzima implicada en la coagulación sanguínea, es capaz de mantener unidas ambas proteínas mediante el establecimiento de enlaces covalentes. Por su parte, Grinnell observó que es necesario que fibronectina y fibrina estén unidas para que los fibroblastos y demás células que intervienen en la cicatrización de las heridas se adhieran al coágulo y lo atraviesen.

Cuando se produce un daño en la córnea del ojo, en la zona afectada se desarrolla una delgada película de fibrina y fibronectina. Las células epiteliales de la córnea responsables de la cicatrización de la herida se mueven a través de esa película proteínica. Teruo Nishida y sus colegas, de la Universidad de Osaka, han demostrado que el aumento de la presencia de fibronectina acelera el proceso de reparación, y han conseguido, con cierto éxito, tratar úlceras de la córnea con un colirio que contenía fibronectina. Si el suplemento de fibronectina lograra estimular la cicatrización de heridas de la piel, quizá pronto veamos en el mercado vendas con fibronectina.

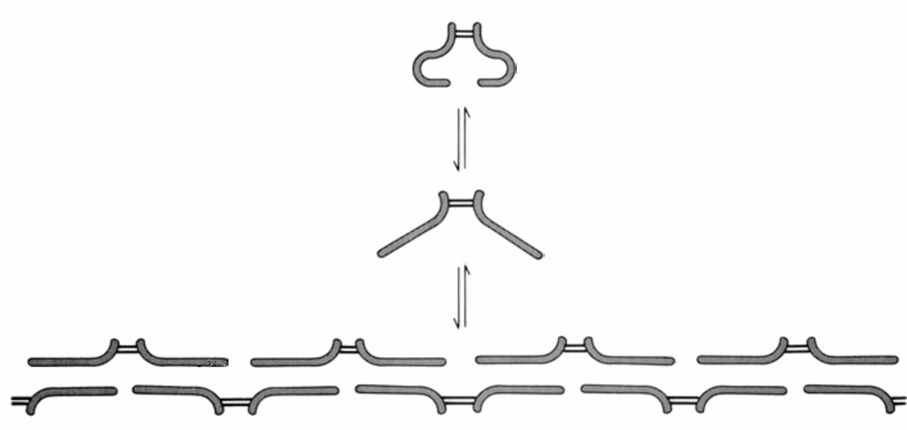


9. MEDIA LA FIBRONECTINA EN LOS PROCESOS DE ADHERENCIA entre células y plaquetas y fibrillas de otras proteínas. En la unión entre fibroblastos y otras células al colágeno, una proteína extracelular (*arriba*), las subunidades de la fibronectina se unen a un complejo 140K. Otra de las proteínas del complejo (*gris oscuro*), del interior de la membrana, completa la unión entre fibronectina y los filamentos de actina presentes en el interior de la célula. En última instancia, las subunidades interactúan con el colágeno a través de sus respectivos dominios de unión. En la unión entre plaquetas y fibrina, proceso de suma importancia para detener las hemorragias y la formación de coágulos sanguíneos, la función de la fibronectina sólo difiere ligeramente (*abajo*). En la membrana de las plaquetas, el complejo responsable de la unión con la fibronectina consta de dos glicoproteínas, distintas de las del complejo 140K, que interactúan con los mismos dominios de la molécula de fibronectina. Esta, a su vez, se une a las cadenas de fibrina por sus dominios de unión con la fibrina.

Antes de que comience la sanación de una herida debe detenerse la hemorragia y formarse un coágulo. Los protagonistas de esos procesos no son células propiamente dichas, sino fragmentos celulares "pegajosos", las plaquetas, que se adhieren a los bordes del vaso sanguíneo roto formando un tapón. Posteriormente intervienen en la retracción del coágulo que ayuda a cerrar la herida, derivada de la contracción de las propias plaquetas y de los tirones que se dan mutuamente y a la matriz de fibrina. Obviamente, esas funciones requieren que las plaquetas se adhieran a la matriz. Karen Smith y el autor comprobaron, en 1977, que al añadir fibronectina a las plaquetas, in vitro, éstas se adherían mejor al sustrato; en consecuencia, las células se extendían y aplanaban. Probablemente in vivo también se requiera fibronectina para que las plaquetas se adhieran.

Mark H. Ginsberg y Edward F. Plow, de la Fundación Scripps, han analizado con detalle las interacciones entre plaquetas y fibronectina. Junto con otros investigadores han presentado pruebas de que las plaquetas, tras su activación por factores liberados por otras plaquetas en el lugar del coágulo, desarrollan sitios específicos de unión a la fibronectina. Para identificar el sitio de unión, Ginsberg y Plow utilizaron anticuerpos contra la superficie de las membranas de las plaquetas activadas; comprobaron sistemáticamente si tales anticuerpos eran capaces de inhibir la adherencia de las plaquetas a una capa de fibronectina, un método similar al utilizado para caracterizar el complejo 140K. El sitio de unión es un complejo formado por dos glicoproteínas de membrana.

John Gardner, en mi laboratorio, y Pytela, en el de Ruoslahti, aislaron las glicoproteínas de las plaquetas, haciéndolas interactuar con fragmentos de fibronectina o con el péptido del sitio activo. Según parece, las glicoproteínas interactúan con el mismo sitio activo de la fibronectina que lo hace el complejo 140K, aunque probablemente no sean las mismas que se encuentran en fibroblastos y otras células. La diferencia entre las glicoproteínas de superficie de los fibroblastos y las de las plaquetas podría reflejar sus distintos estilos de adherencia. Así, por ejemplo, las pla-



10. MODELO DE FORMACION DE LA FIBRILLA propuesto por Helmut Hormann, del Instituto Max Planck de Munich. En condiciones normales de salinidad y *p*H, las subunidades de la fibronectina se pliegan (*arriba*). En ciertas circunstancias, la molécula se abre, extendiéndose sus dos subunidades a partir de los puentes disulfuro que las mantienen juntas (*centro*). Según Hormann, las moléculas pueden entonces ensamblarse en una fibrilla, estableciendo enlaces intermoleculares entre subunidades antiparalelas (*abajo*). Algunos detalles de este modelo, incluida la naturaleza de los enlaces entre subunidades, son aún inciertos.

quetas deben unirse fuertemente a la matriz del coágulo para detener la hemorragia, debiendo mantenerse unidas bajo la presión mecánica que ejerce la retracción del coágulo. Por el contrario, las células como los fibroblastos y las de la cresta neural no se anclan permanentemente a la matriz de fibronectina, sino que deben moverse a su través. Su grado de adherencia debe ser suficiente para darles tracción, pero no hasta el punto de detenerlas.

¿Puede toda esa información sobre la estructura y función de la fibronectina en las células normales facilitar la interpretación de las observaciones que instaron las investigaciones hace 13 años, esto es, la falta de la proteína en la superficie de las células tumorales? Lo más sencillo es suponer que dicha carencia responde a que las células malignas dejan de fabricar fibronectina, o elaboran mucha menos que las células normales. Se ha confirmado la hipótesis en algunas células tumorales incubándolas con un aminoácido radiactivo que debe incorporarse a las proteínas. Si a continuación se añade un anticuerpo capaz de unirse a la fibronectina, la síntesis de la proteína aparece anormalmente baja.

En otros casos las células cancerosas sí sintetizan la proteína, pero ésta es incapaz de ensamblarse en fibrillas. Puede que estas células fabriquen una forma defectuosa de fibronectina, quizá debido a algún error del proceso de maduración. También podría ocurrir que la fibronectina se degradara una vez sintetizada. Varios grupos de investigadores han encontrado que ciertas células transformadas en cultivo por virus tumorígenos fabrican enzimas capaces de degradar la fibronectina en las cercanías de la superficie celular.

Por otra parte, el origen de la falta de fibronectina en las células tumorales puede que no resida en las propias fibrillas extracelulares, sino en el complejo transmembranar, esa gran estructura plurimolecular en la que están incluidos el dominio por donde la fibronectina se une a la célula, el complejo 140K de la superficie celular, su sitio de unión a los filamentos de actina y algunas otras proteínas más. Es tan importante su relación con la organización y comportamiento celular que cualquier alteración puede provocar el desorden característico de las células tumorales, a saber, la desaparición de fibronectina del exterior celular, la pérdida de adherencia celular y la desorganización del citoesqueleto.

Tal desorden, observable in vitro, parece guardar relación con uno de los rasgos fundamentales del cáncer, esto es, la pérdida de los controles normales sobre la posición y emigración celular. Resultado de ello es la metástasis, la migración de las células del tumor hacia tejidos no relacionados de cualquier parte del cuerpo. En los tejidos normales, la fibronectina mantiene las células en su sitio y regula la migración, probablemente con ayuda de otras glicoproteínas adherentes y sus correspondientes sitios de unión a la superficie celular. La alteración de alguna de las muchas proteínas que participan en esos procesos determinaría, por tanto, el errante comportamiento de las células cancerosas. De todas esas glicoproteínas, las fibronectinas son las mejor conocidas. Las otras probablemente funcionen de modo similar. Cerrando el círculo, el estudio de las fibronectinas, que partió de los trabajos sobre células tumorales, quizás arroje nueva luz sobre las bases del comportamiento maligno.

¿Es supersimétrica la naturaleza?

La supersimetría puede constituir el próximo eslabón en la búsqueda de leyes sencillas, escasas en número, que expliquen la naturaleza de la materia. Los físicos andan a la caza de hechos que corroboren la teoría

Howard E. Haber y Gordon L. Kane

Hace unos 25 siglos, los griegos de la Jonia clásica defendieron ya que la aparente complejidad del universo podía explicarse con leyes sencillas subyacentes, muy escasas en número. Desde entonces, se han realizado grandes progresos encaminados a la consecución de este objetivo. Todo da a entender que se han identificado los constituyentes básicos de la materia. Bastan unas pocas fuerzas para justificar el comportamiento de cualquier forma de materia, desde las partículas subatómicas hasta las galaxias. Sin embargo, para completar la descripción de las leyes de la materia se necesita profundizar todavía más. A lo largo de los últimos diez años, muchos físicos teóricos han venido explorando con ahínco la posibilidad conocida como supersimetría. La teoría supersimétrica incorpora y generaliza los fecundos descubrimientos de los últimos años en su esfuerzo por construir una explicación nueva y más completa. Predice también fenómenos comprobables.

La manera más idónea de introducir la idea de supersimetría quizá sea a partir de la imagen estándar de los constituyentes fundamentales de la materia. Se halla ésta formada por moléculas que, a su vez, se descomponen en átomos, y, éstos, en protones y neutrones que constituyen un núcleo que está rodeado por una "nube" de electrones. Los distintos elementos se caracterizan por el número de protones.

Hasta hace poco, se creía que los protones y neutrones eran partículas fundamentales. Sin embargo los experimentos realizados mediante los aceleradores de altas energías durante las dos últimas décadas han revelado que no lo son; los protones y neutrones resultan estar compuestos de partículas elementales llamadas quarks. Se observa que los quarks tienen una fracción (+2/3 o −1/3) de la carga eléctrica del protón. Hay seis "sabores", o clases, de quarks. Reciben los nombres de arriba (*up*), abajo (*down*), encanto (*charm*), extraño (*strange*), cima (*top*) y fondo (*bottom*).

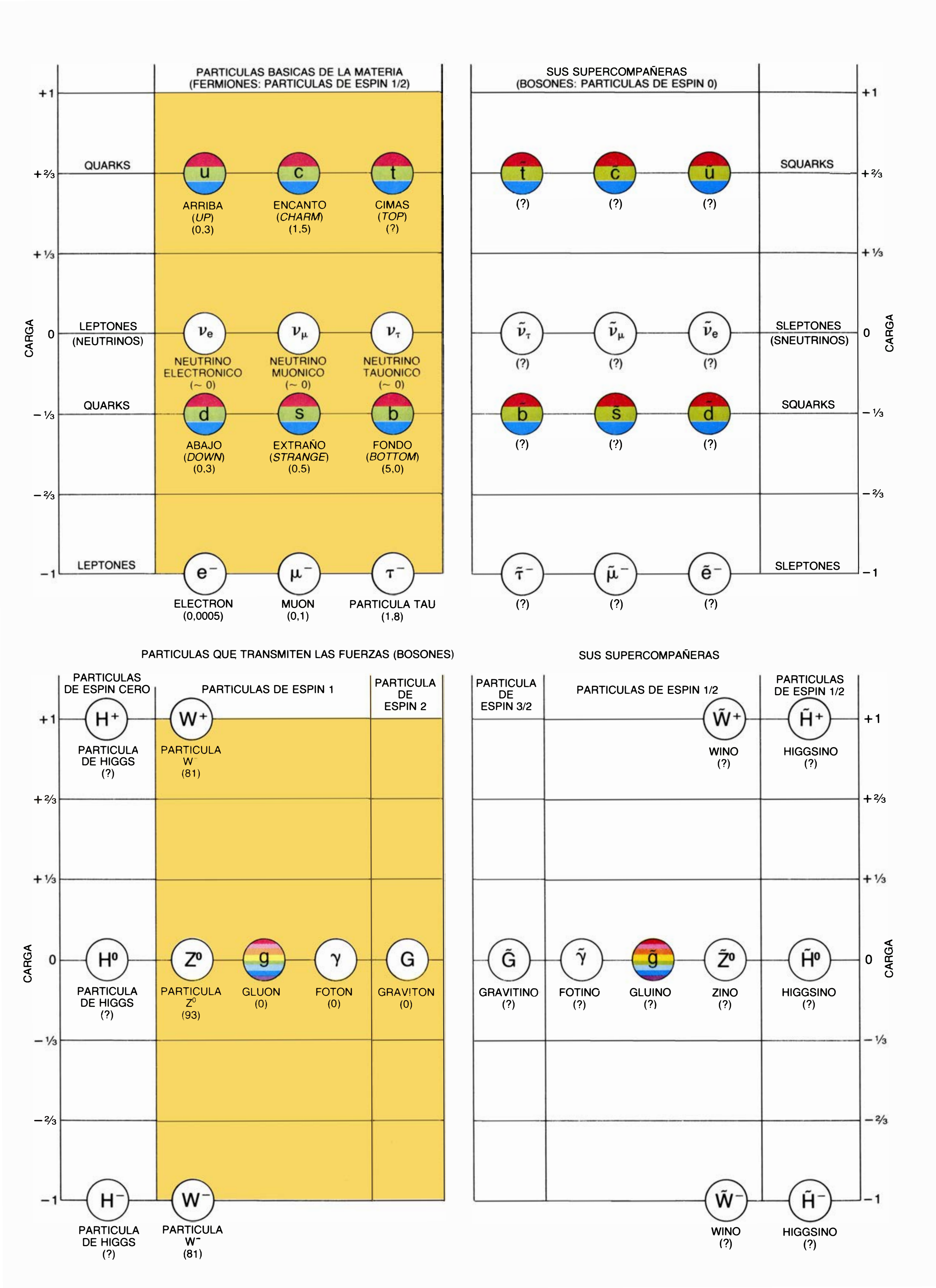
No se espera observar, o aislar, un quark individual. Los quarks forman parte de partículas compuestas llamadas hadrones, cientos de las cuales se han observado y catalogado; entre ellas, recordemos, el protón y el neutrón, así como el pion y el kaón. Un protón, por ejemplo, está formado por dos quarks arriba (*up*) y un quark abajo (*down*), mientras que un neutrón lo está por un quark arriba y dos quarks abajo. Para establecer una analogía bastante ajustada, imaginémonos instalados los quarks en los extremos de una cuerda: los hadrones constituirían la cuerda entera, quarks incluidos. Pretendamos aislar un quark provocando el choque entre dos hadrones. Si un quark intenta escaparse después de la colisión, estirará la cuerda y ésta se romperá. Pero lo resultante serán otras cuerdas, es decir, más hadrones (principalmente piones, que son los hadrones más ligeros).

A diferencia de protones y neutrones, los electrones sí parecen constituir partículas fundamentales. Forman parte de otra familia de partículas elementales, los leptones. Hay, asimismo, seis sabores de leptones: el electrón, el muon, la partícula tau, el neutrino electrónico, el neutrino muónico y el neutrino tauónico.

Todas las interacciones entre los leptones y los quarks pueden interpretarse a través de cuatro clases de fuerzas: gravitación, electromagnetismo, fuerza fuerte y fuerza débil. La fuerza electromagnética liga los electrones y los núcleos para formar los átomos. Aunque eléctricamente neutros, los átomos interaccionan mediante fuerzas electromagnéticas residuales; así constituyen moléculas. La interacción fuerte liga los quarks para originar protones, neutrones y todos los demás hadrones. A la fuerza fuerte residual entre protones y neutrones se la conoce por fuerza nuclear, y liga ambos, que así formarán los núcleos. La fuerza débil es la responsable de ciertas desintegraciones nucleares y de algunos aspectos de los procesos de fusión que liberan energía en el Sol. En realidad, hay sólo tres fuerzas fundamentales; un gran logro de las dos últimas décadas ha sido demostrar que las fuerzas electromagnéticas y débiles son manifestaciones de una misma fuerza, denominada electrodébil. Las intensidades de las fuerzas varían mucho. Por ejemplo, la intensidad de la fuerza electromagnética entre dos protones es unas 10^{36} veces mayor que la intensidad de la correspondiente fuerza gravitacional.

Las fuerzas se transmiten mediante el intercambio de cierto número de partículas. El fotón, el cuanto de la radiación electromagnética, es el porta-

1. ESTABLECE LA SUPERSIMETRIA que cada partícula ordinaria posee su "supercompañera", dotada ésta de propiedades similares, salvo en una magnitud llamada espín. Según las teorías existentes, hay dos clases de partículas ordinarias: los constituyentes básicos de la materia (*sección amarilla de la tabla superior*) y las partículas que transmiten las fuerzas, o interacciones, entre dichos constituyentes (*sección amarilla de la tabla inferior*). Leptones y quarks son los constituyentes últimos de la materia. Reciben también el nombre común de fermiones. Un fermión es una partícula que se comporta como si llevara un espín, o momento angular intrínseco, igual a un múltiplo semientero (1/2, 3/2, etcétera) de la constante de Planck; ésta es, a su vez, la unidad fundamental del momento angular en la teoría cuántica. Las partículas fundamentales que propagan las fuerzas son los bosones, cuyos espines son múltiplos enteros (0, 1, 2, etcétera) de la constante de Planck. De acuerdo con la supersimetría, cada fermión ordinario tiene por supercompañero un bosón (*mitad derecha de la tabla superior*), y cada bosón ordinario poseerá por supercompañero un fermión (*mitad derecha de la tabla inferior*). Los números entre paréntesis situados debajo de cada partícula indican su masa, cuando se conoce, en miles de millones de electronvolt. (Del gravitón, todavía no hallado, se espera que su masa sea nula.) En la tabla superior no se indican las antipartículas de las partículas. (Una antipartícula es idéntica en masa a la partícula y de carga opuesta; el bosón W^- es la antipartícula del bosón W^+.)



PARTICULAS BASICAS DE LA MATERIA
(FERMIONES: PARTICULAS DE ESPIN 1/2)
SUS SUPERCOMPAÑERAS
(BOSONES: PARTICULAS DE ESPIN 0)
CARGA
+1
+2/3
+1/3
0
−1/3
−2/3
−1
QUARKS
LEPTONES
(NEUTRINOS)
SQUARKS
SLEPTONES
(SNEUTRINOS)
u
ARRIBA
(UP)
(0,3)
c
ENCANTO
(CHARM)
(1,5)
t
CIMAS
(TOP)
(?)
NEUTRINO
ELECTRONICO
(~ 0)
NEUTRINO
MUONICO
(~ 0)
NEUTRINO
TAUONICO
(~ 0)
d
ABAJO
(DOWN)
(0,3)
s
EXTRAÑO
(STRANGE)
(0.5)
b
FONDO
(BOTTOM)
(5,0)
ELECTRON
(0,0005)
MUON
(0,1)
PARTICULA TAU
(1,8)
(?)
PARTICULAS QUE TRANSMITEN LAS FUERZAS (BOSONES)
SUS SUPERCOMPAÑERAS
PARTICULAS
DE ESPIN CERO
PARTICULAS DE ESPIN 1
PARTICULA
DE
ESPIN 2
PARTICULA
DE
ESPIN 3/2
PARTICULAS DE ESPIN 1/2
PARTICULAS
DE ESPIN 1/2
PARTICULA
DE HIGGS
(?)
PARTICULA
W
(81)
PARTICULA
Z0
(93)
GLUON
(0)
FOTON
(0)
GRAVITON
(0)
WINO
(?)
HIGGSINO
(?)
GRAVITINO
(?)
FOTINO
(?)
GLUINO
(?)
ZINO
(?)
PARTICULA
W−
(81)

dor de la fuerza electromagnética. Ocho partículas, llamadas gluones, transmiten la fuerza fuerte. El fotón y los gluones pueden interpretarse como partículas que tienen masa nula. La fuerza débil se transmite mediante tres partículas: W^+, cargada positivamente, W^-, cargada negativamente, y Z^0, neutra. A diferencia de fotón y gluones, estas partículas son pesadas: tienen masas unas cien veces superiores a la masa del protón. Todos estos mediadores se han observado experimentalmente. El agente mediador de la fuerza gravitacional, por el momento pura conjetura, es el gravitón.

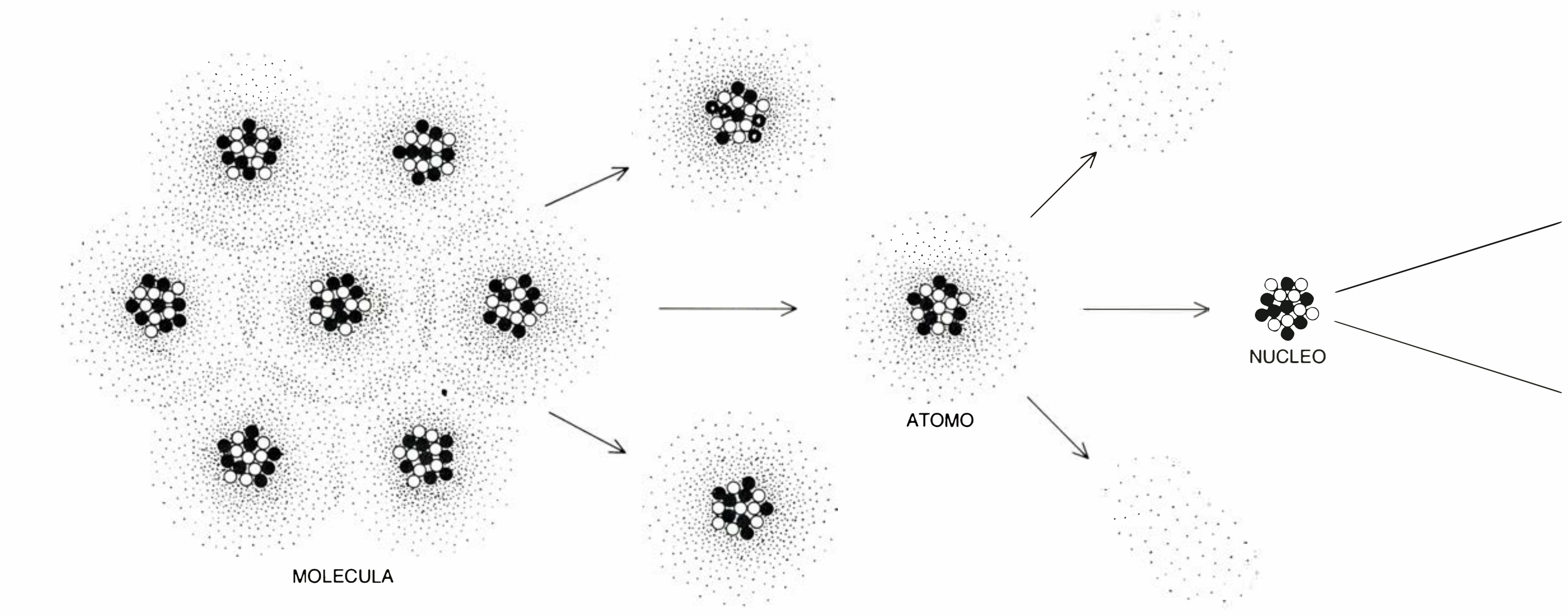
Se ha dado en llamar modelo estándar la teoría que describe los quarks y los leptones y sus interacciones. Para que el modelo estándar sea coherente desde el punto de vista matemático debe existir la llamada partícula de Higgs. (La versión más sencilla del modelo contiene una partícula de Higgs eléctricamente neutra; modelos más generales admiten también partículas de Higgs cargadas eléctricamente.) Se considera que las masas de las partículas W^+, W^- y Z^0 y las de los quarks y los leptones se generan por su interacción con la partícula de Higgs. El modelo estándar predice de qué manera la partícula de Higgs ha de interaccionar con las otras partículas, pero nada avanza de la masa de aquélla. Dada la naturaleza de las propiedades esperadas en la partícula de Higgs, hasta ahora ningún experimento ha podido identificar ninguna, y como se desconoce su masa, resulta difícil diseñar experimentos donde aislarla.

¿Qué orden establecen los físicos en el conjunto de partículas descritas en el modelo estándar? En primer lugar, las partículas pueden dividirse en dos clases fundamentales: fermiones y bosones. Los leptones y los quarks, los constituyentes básicos de la materia, son fermiones. Las partículas básicas que transmiten las cuatro fuerzas son bosones. Los fermiones se comportan como si llevaran un momento angular intrínseco, llamado espín, igual a múltiplos semienteros (1/2, 3/2, etcétera.) de la constante de Planck, que es, a su vez, la unidad fundamental del momento angular en la teoría cuántica. Los bosones presentan espines que son múltiplos enteros (0, 1, 2, etcétera) de la constante de Planck. Los efectos derivados de las diferencias semienteras de espín entre los fermiones y los bosones son profundos. Los fermiones, "individualistas", tienden a ocupar estados de energía diferentes; los bosones, "gregarios", prefieren amontonarse en los mismos estados energéticos. Todos los fermiones y los quarks son fermiones de espín 1/2. El fotón, el W^+, el W^- el Z^0 y los ocho gluones son bosones de espín 1. Se espera que el gravitón sea un bosón de espín 2 y la partícula de Higgs sea un bosón de espín 0.

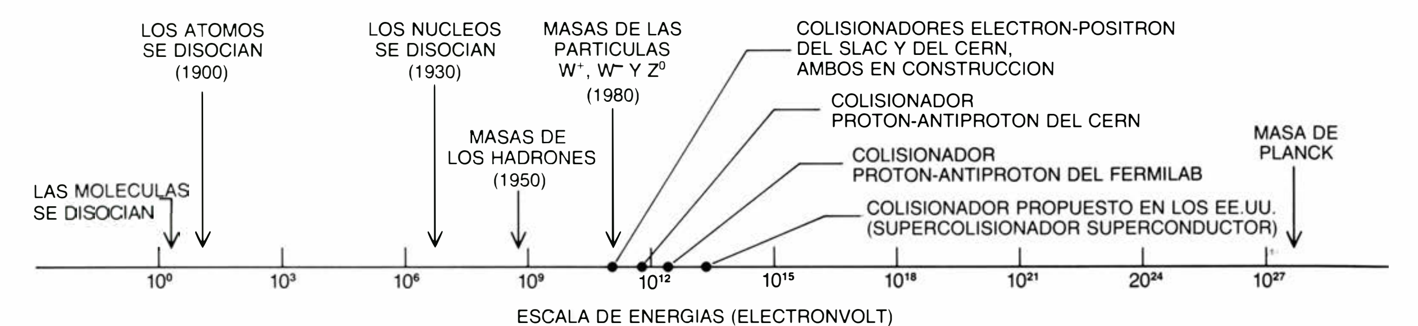
El modelo estándar halla un importante elemento unificador en la noción de simetría. Las interacciones entre las distintas partículas son simétricas (es decir, que no cambian, invariantes) ante intercambios sutiles. Supongamos, por ejemplo, que varios protones estén muy cerca unos de otros (verbigracia, en un núcleo), de suerte que la fuerza fuerte que media entre ellos sea mucho mayor que la fuerza electromagnética, repulsiva. Imaginemos que se midan entonces las fuerzas fuertes que actúan entre los protones. Si se sustituyera cada protón por un neutrón, las fuerzas permanecerían inalteradas. En pura matemática cabría la sustitución del protón por una "mezcla" de protón y neutrón; de nuevo, las fuerzas permanecerían inalteradas. Vemos aquí un ejemplo de simetría en la que el mismo cambio se realiza en todos los puntos del espacio.

Simetrías más generales son aquellas en las que los intercambios varían de un punto a otro en el espacio y en el tiempo. Tales simetrías son elementos importantes en las teorías de aforo ("gauge theories") [véase "Teorías gauge de las fuerzas entre las partículas elementales", de Gerard 't Hooft; INVESTIGACIÓN Y CIENCIA; agosto, 1980]. Todas las interacciones descritas en el modelo estándar pueden explicarse satisfactoriamente a través de esas simetrías generalizadas.

El paso a dar ahora es el de la supersimetría. A pesar del éxito obtenido por el modelo estándar, los físicos deben ir más lejos, si quieren conocer bien las propiedades de la ma-

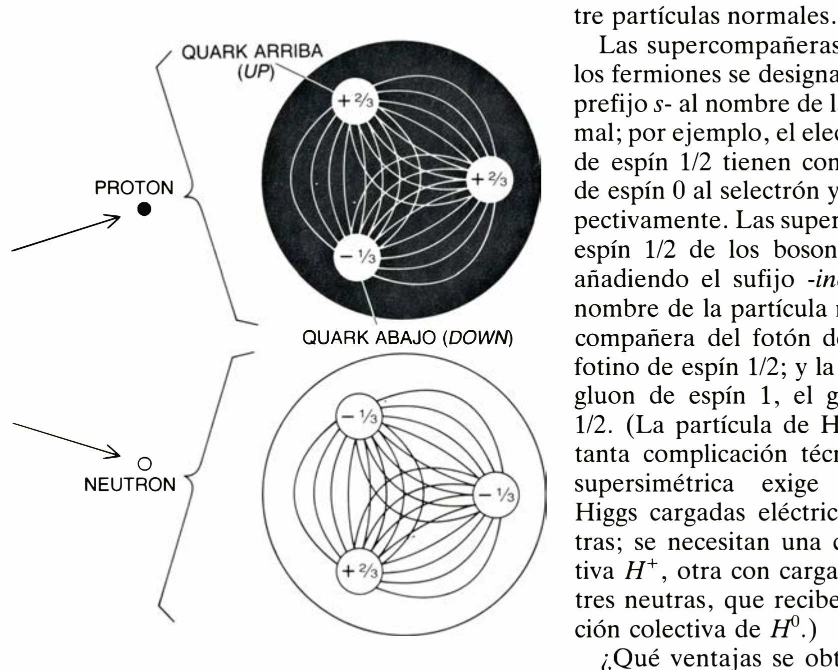


2. ESTRUCTURA DE LA MATERIA, en su habitual descripción esquemática. Toda la materia está formada por moléculas; éstas, a su vez, por átomos. Cada átomo consta de varios protones (*círculos negros*) y neutrones (*círculoss blancos*), ligados formando un núcleo, que está rodeado por una "nube" de electrones (*puntos negros envolventes*). Los protones y neutrones parecen estar compuestos de quarks, partículas que tienen carga fraccionaria. Un protón consta de dos quarks "arriba"(*up*) y un quark "abajo"(*down*); un neutrón está formado por un quark "arriba" y dos quarks "abajo". No se espera encontrar aislados



3. SE REQUIEREN ENERGIAS MAS ALTAS para ahondar en la estructura de la materia. A energías cercanas al electronvolt, las moléculas se disocian en átomos. A unos 10 electronvolt los átomos se disocian: pierden su nube electrónica. Los núcleos atómicos se fragmentan cuando chocan a energías superiores al millón de electronvolt. Muchos hadrones, entidades compuestas por quarks, tienen masas cercanas a los mil millones de electronvolt. (La famosa ecuación de Einstein $E = mc^2$ establece que la masa y la energía son equivalentes y pueden usarse indistintamente.) Los transmisores de la fuerza débil, los bosones W y Z^0, tienen masas cercanas a 100.000 millones de electronvolt. La energía de la masa de Planck (unos 10^{28} electronvolt) sólo se alcanzó en la etapa inicial del universo.

teria. Hay puntos del modelo estándar envueltos en el misterio y permiten abrigar la esperanza en que llegarán nuevos descubrimientos. Para empezar, nadie sabe por qué el modelo estándar presenta la forma que tiene. La estructura matemática de la teoría es elegante y de sorprendente sencillez, y las interacciones observadas muestran muchas simetrías. Pero cierto número de otras estructuras (diferentes elecciones de simetrías) habrían sido en teoría igualmente plausibles y elegantes. En segundo lugar, desconocemos el origen físico de las masas de las partículas fundamentales y de las intensidades de las fuerzas que actúan entre ellas. ¿De dónde les vienen los valores que tienen? La mayoría de los físicos confían en el cálculo definitivo de tales parámetros, que no se limite a la mera medición. Aunque no se dispone de indicaciones claras por donde generalizar



quarks solitarios; los quarks están ligados en estructuras compuestas mediante "líneas de fuerza" gluónicas. El modelo estándar es la teoría que describe los quarks, leptones y sus interacciones.

el modelo estándar, a muchos físicos les parece que la supersimetría constituye la dirección conveniente en que buscar. A lo largo de los últimos años, se han empeñado no pocos esfuerzos en la búsqueda de señales de la supersimetría en la naturaleza.

La búsqueda de pruebas experimentales de la supersimetría se centra en el descubrimiento de nuevas partículas. ¿Por qué? La teoría exige que, para cada partícula ordinaria, exista una "supercompañera" con idénticas propiedades; salvo en su espín, que difiere en media unidad. En otras palabras, la supersimetría se distingue de las teorías anteriores por relacionar entre sí las dos clases fundamentales de partículas: fermiones y bosones. Además, las intensidades de las fuerzas de interacción entre las supercompañeras propuestas son idénticas a las intensidades de las fuerzas de interacción entre partículas normales.

Las supercompañeras de espín 0 de los fermiones se designan añadiendo el prefijo *s-* al nombre de la partícula normal; por ejemplo, el electrón y el quark de espín 1/2 tienen como compañeras de espín 0 al selectrón y al squark, respectivamente. Las supercompañeras de espín 1/2 de los bosones se designan añadiendo el sufijo *-ino* a la raíz del nombre de la partícula normal. Así, la compañera del fotón de espín 1 es el fotino de espín 1/2; y la compañera del gluon de espín 1, el gluino de espín 1/2. (La partícula de Higgs no reviste tanta complicación técnica. La teoría supersimétrica exige partículas de Higgs cargadas eléctricamente y neutras; se necesitan una con carga positiva H^+, otra con carga negativa H^- y tres neutras, que reciben la simbolización colectiva de H^0.)

¿Qué ventajas se obtienen multiplicando el número de partículas elementales por 2? En primer lugar, la supersimetría puede resolver un problema fundamental: proporciona un mecanismo mediante el cual una teoría explica dos importantes energías, o masas, que difieren en muchos órdenes de magnitud. (De acuerdo con la famosa ecuación de Einstein, $E = mc^2$: la masa y la energía son equivalentes y pueden usarse indistintamente.) Dichas energías son las masas de las partículas W^+, W^- y Z^0, unos 10^{11} electronvolt en unidades de energía, y la llamada masa de Planck, cercana a los 10^{28} electronvolt [*véase la figura 3*]. La masa de Planck es una magnitud que debe entrar en cualquier teoría que intente incluir la gravedad en una unificación de las cuatro fuerzas fundamentales; si existieran partículas elementales de una masa de 10^{28} electronvolt, la intensidad de la fuerza gravitacional entre ellas sería mayor que la intensidad de cada una de las otras fuerzas fundamentales.

Cabría esperar que si las masas de las partículas W y Z^0 se pudieran calcular en una teoría fundamental que contuviera la masa de Planck, resultarían ser del mismo orden de magnitud aproximadamente que la masa de Planck, en vez de 10^{17} veces menor. Sin embargo, en la teoría supersimétrica se producen delicadas cancelaciones que permiten que las masas de las W y Z^0 sean muchos órdenes de magnitud menores que la masa de Planck, tal como realmente se observa. Estas sutiles cancelaciones no se inventan, sino que están garantizadas por la estructura matemática de la teoría supersimétrica.

Debemos señalar, sin embargo, que no todas las energías separadas por intervalos tan amplios son problemáticas. Las teorías existentes permiten explicar fácilmente los niveles energéticos observados tanto en los hadrones (protones y neutrones) como en los átomos, a pesar de que los niveles energéticos de los primeros sean aproximadamente de 10^9 electronvolt y, los de los átomos, de unos 10 electronvolt. La razón reside en la jerarquía de la estructura: los

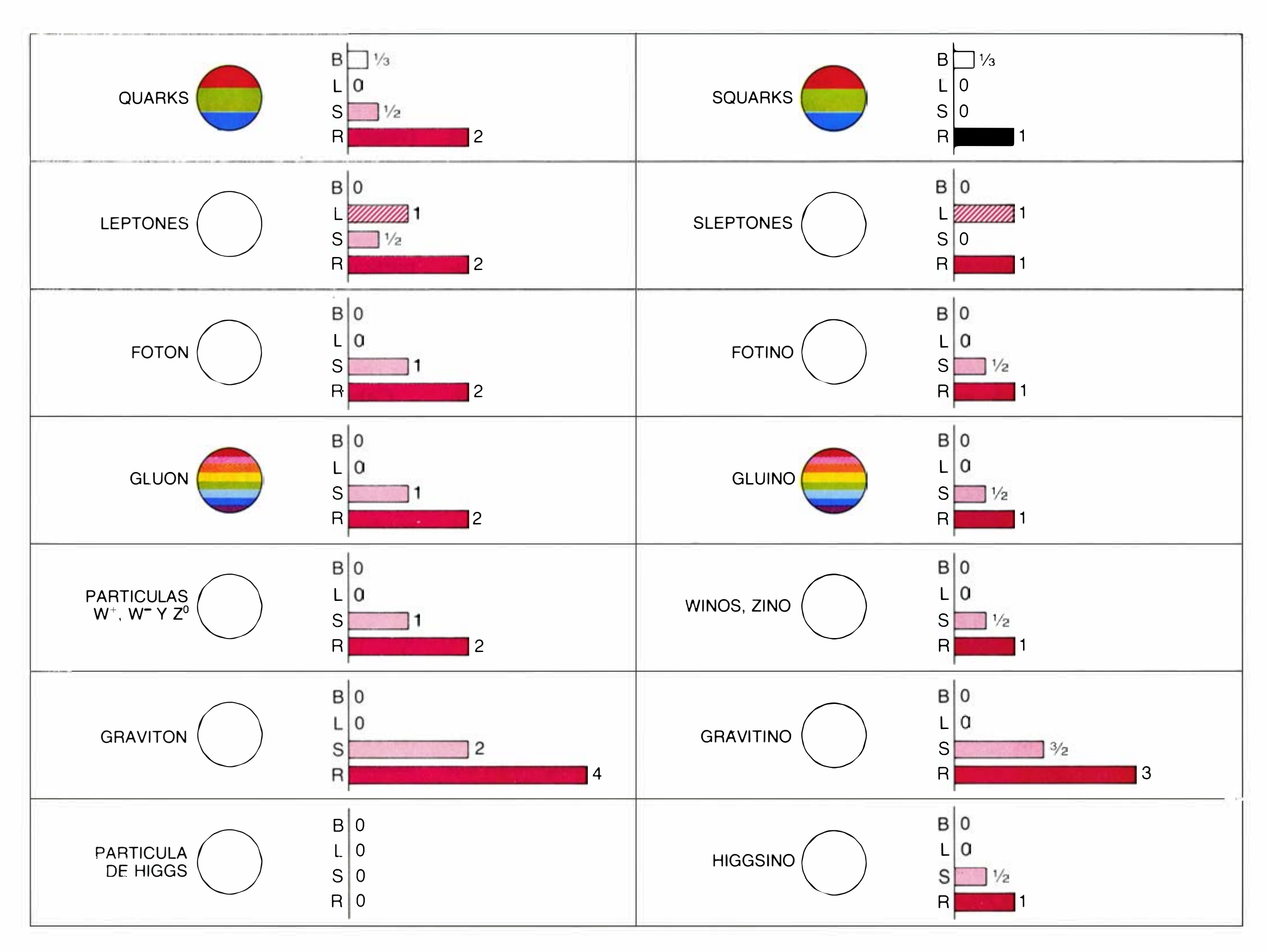
átomos constan de núcleos y electrones; los núcleos, de protones y neutrones, y los protones y neutrones están formados por quarks. Pero si se quiere desarrollar una teoría de las partículas y las interacciones "fundamentales", ya no puede recurrirse a tal jerarquía.

Una segunda característica de la supersimetría tiene que ver con la estrecha relación que guarda con la teoría de la gravitación de Einstein. Desde que éste introdujo la relatividad general, los físicos han intentado, sin mucho éxito, unificar la gravitación y la mecánica cuántica. Se acepta ampliamente entre los físicos que la teoría mecánico-cuántica de la gravitación sería de tipo supersimétrico [véase "Supergravedad y unificación de las leyes de la física", de Daniel Z. Freedman y Peter van Nieuwenhuizen; INVESTIGACIÓN Y CIENCIA; abril, 1978].

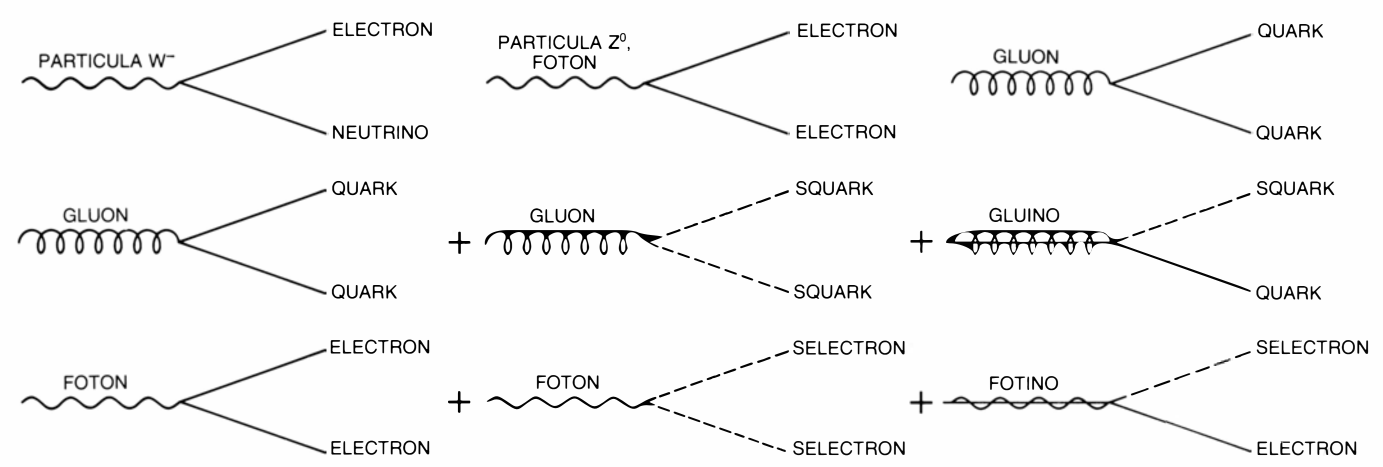
Aunque muchos físicos han contribuido al desarrollo de la supersimetría, una primera formulación matemáticamente coherente de la teoría fue avanzada, a principios de la década de 1970, por varios grupos que trabajaban por su cuenta: André Neveu y John H. Schwarz, por entonces en la Universidad de Princeton, Pierre M. Ramond, de la Universidad de Florida, Yu. A. Gol'fond y E. P. Likhtman, del Instituto de Física de la Academia de Ciencias de la URSS, V. P. Akulov y D. V. Volkov, del Instituto Politécnico Ucraniano, y Julius Wess, de la Universidad germano-occidental de Karlsruhe, y Bruno Zumino, de la Universidad de California en Berkeley.

Si la naturaleza es realmente supersimétrica, la supersimetría será una "simetría rota", es decir, que sólo valga en un nivel de aproximación o sólo para ciertas partes de la teoría. Imaginemos lo que sucedería si la naturaleza fuese supersimétrica. Los selectrones tendrían la misma masa que los electrones y se ligarían a los protones mediante la fuerza electromagnética. Las propiedades de los átomos así formados diferirían ampliamente de las que caracterizan a los átomos normales. Al ser fermiones, los electrones atómicos deben ocupar niveles de energía distintos; al ser bosones, los selectrones ocuparían los mismos niveles energéticos. Si los átomos contuvieran selectrones en vez de electrones, la estructura de la tabla periódica de los elementos sufriría una profunda alteración. Como tales átomos no se han observado, la masa del selectrón (caso de que éste exista) superará la masa del electrón, por lo que la simetría quedará rota.

Recurrir a una simetría rota puede parecer, a primera vista, una solución



4. PARA CLASIFICAR LAS PARTICULAS FUNDAMENTALES se recurre a distintas magnitudes: número bariónico (B), número leptónico (L), espín (S) y número R (R). (El número R viene dado por la fórmula $R = 3B + L + 2S$.) El número leptónico, el número bariónico y el espín varían entre los distintos tipos de partículas; el número R es par para todas las partículas ordinarias (*lado izquierdo de la tabla*) e impar para todas las supercompañeras predichas (*lado derecho*). El esquema tiene consecuencias importantes. Concretamente, una propiedad de la mayoría de las teorías supersimétricas es que el número R no puede cambiar de par a impar (o de impar a par) durante las reacciones desarrolladas entre partículas. Si, por ejemplo, chocan protones entre sí, las partículas supersimétricas se producirán a pares, pues, en caso contrario, el número R cambiaría de par a impar. Suponiendo que se produjera realmente una partícula supersimétrica, sus productos de desintegración deberían contener un número impar de partículassupersimétricas. En consecuencia, la menos masiva de todas las partículas supersimétricas debe ser estable, ya que no hay otras más ligeras en las que pueda desintegrarse. (La menos masiva quizá sea el higgsino.)



5. LOS DIAGRAMAS DE FEYNMAN nos ofrecen un método idóneo de ilustrar las reacciones entre partículas elementales. Las distintas clases de líneas (rectas, onduladas, en bucle, discontinuas y sus combinaciones) representan partículas diferentes. Las líneas se unen para representar las interacciones, llamadas colisiones, que pueden desarrollarse entre partículas. Se indican aquí los vértices, los bloques constituyentes de reacciones más complejas. Los vértices de la fila superior ilustran procesos típicos descritos en la teoría aceptada: el modelo estándar. Las interacciones de una teoría supersimétrica se obtienen sustituyendo cualquier par de líneas de los vértices del modelo estándar por las correspondientes compañeras supersimétricas. En el vértice gluon-quark-quark, tales sustituciones dan los vértices de la fila intermedia; las sustituciones en el vértice fotón-electrón-electrón aportan los vértices de la fila inferior. Los diagramas de Feynman no son meras imágenes; esquematizan un método matemático que determina la probabilidad de que acontezca un proceso de colisión.

ad hoc. La verdad es que la noción de simetría rota constituye un instrumento usual y potente en física. Uno de sus grandes triunfos se encuentra en la teoría de las interacciones electrodébiles. En dicha teoría, está rota la simetría que implica, ingenuamente, que el fotón y las partículas W^+, W^- y Z^0 presenten masa nula. En virtud de ello, se espera que las partículas W^+, W^- y Z^0 tengan masa. Además, la teoría predice sus masas correctamente. Es fácil construir una teoría que mantenga todos los aspectos deseables de una supersimetría perfecta y en la que ésta se rompa de suerte que las masas de las supercompañeras sean mucho mayores que las masas de las partículas correspondientes del modelo estándar.

¿Pueden predecirse las masas de las supercompañeras? Una posible respuesta viene sugerida por las razones que se aducen para explicar la gran diferencia de masa entre los bosones W y Z^0, por un lado, y la masa de Planck, por otro. Las sutiles cancelaciones exigidas para justificar la disparidad siguen operando en una teoría supersimétrica ligeramente rota, pero sólo si las masas de las supercompañeras no superan excesivamente las masas de los bosones W y Z^0.

A medida que han ido progresando los trabajos sobre la estructura matemática y las propiedades de las teorías supersimétricas, los físicos han venido considerando con interés creciente cómo detectar pruebas experimentales de la supersimetría. ¿Cómo reconocerán los investigadores que la naturaleza es supersimétrica? En 1979, Pierre Fayet, actualmente en la Escuela Normal Superior de París, abordaba estas cuestiones, en colaboración parcial con Glennys R. Farrar, hoy en la Universidad de Rutgers. A principios de los años ochenta, ganaron en claridad las razones matemáticas para estudiar la supersimetría; ello facilitó la construcción de modelos realistas que incorporaran la supersimetría. Cubierta esa etapa, los autores y otros investigadores acometieron la resolución del problema que plantea reconocer pruebas de la supersimetría.

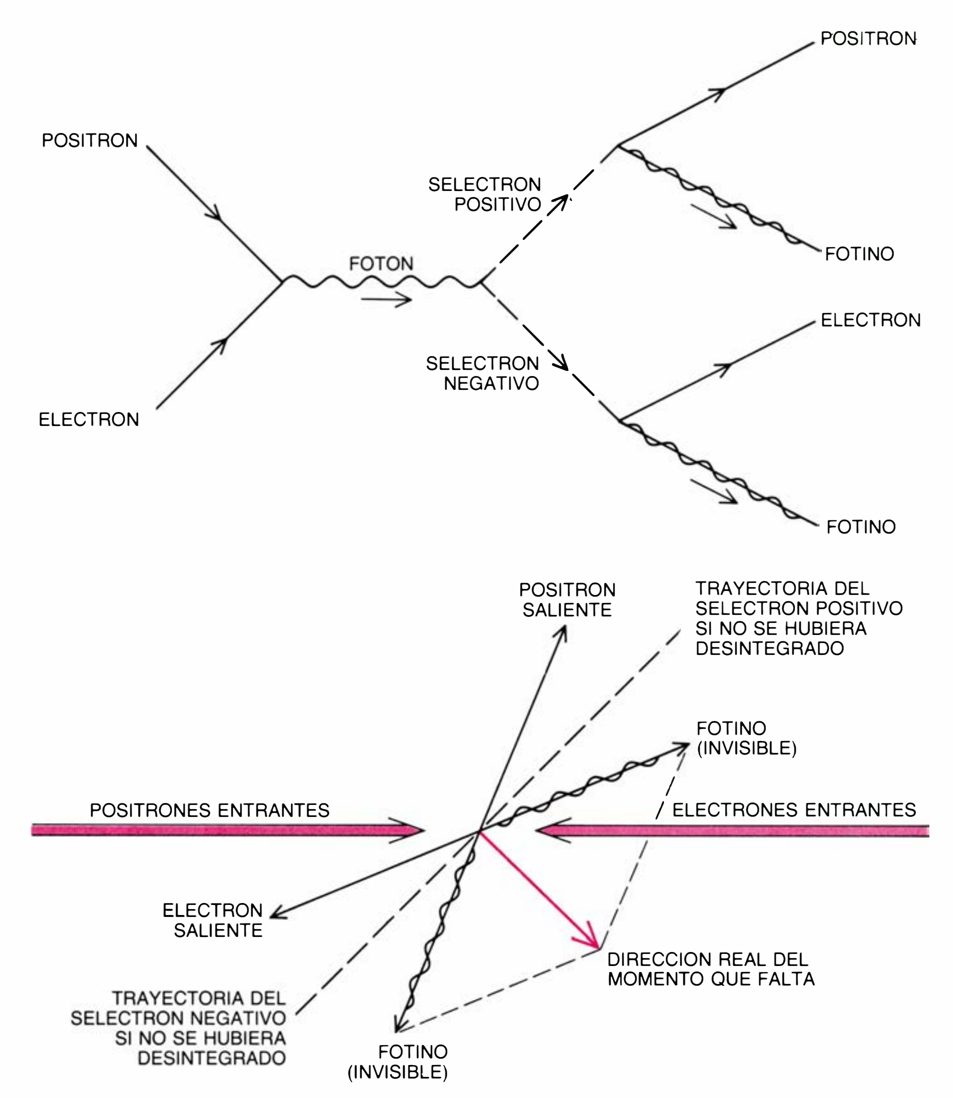
Y este problema está ya resuelto en sus líneas generales. Los físicos pueden calcular las predicciones de las teorías supersimétricas y decidir si cierta señal experimental, o una clase de sucesos, son o no coherentes con una teoría supersimétrica. Y sabemos establecer límites cuantitativos en una teoría supersimétrica si no se observa ninguna indicación en un conjunto cualquiera de ensayos.

Supongamos que dos partículas normales (por ejemplo, dos electrones o dos protones) se aceleran a altas energías y se producen partículas supersimétricas en cualquiera de las violentas colisiones que tienen lugar. ¿Qué nos predice la supersimetría a propósito de esas partículas?

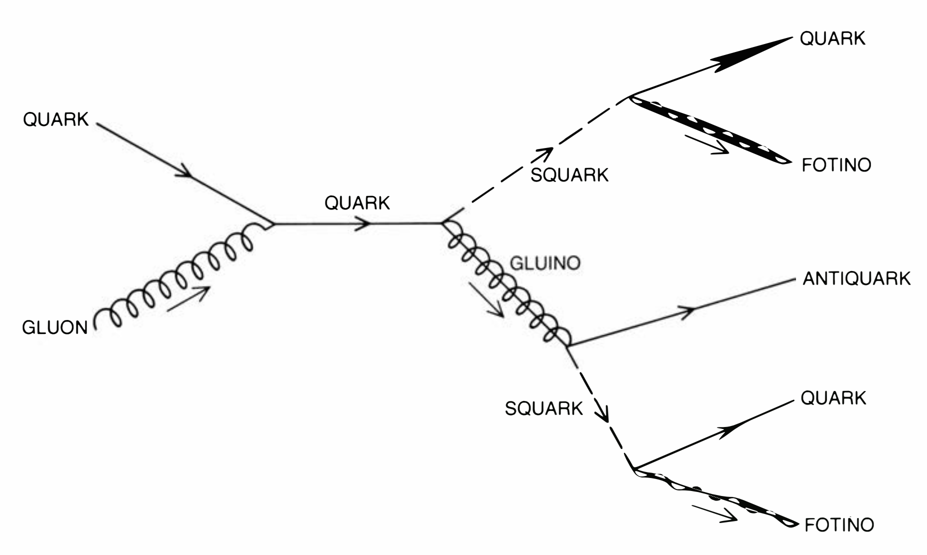
De acuerdo con una ley de conservación de la supersimetría llegamos a dos resultados. En primer lugar, las partículas supersimétricas no pueden producirse solas, sino a pares. En segundo lugar, si se forma una partícula supersimétrica, sus productos de desintegración encerrarán un número impar de partículas supersimétricas. En consecuencia, la dotada de masa menor, de todas las partículas supersimétricas, será estable, pues no hay partículas supersimétricas más ligeras en las que pueda desintegrarse. Existen varios candidatos para ocupar la plaza de partícula supersimétrica menos masiva. Concedámosela, de momento, al fotino.

La existencia de una partícula supersimétrica de masa mínima comporta notables consecuencias para la detección de la supersimetría en el laboratorio. (Además, la partícula supersimétrica menos masiva puede tener efectos de orden cosmológico: puede dar cuenta de la llamada materia oscura, o masa ausente, del universo.) Todas las partículas supersimétricas, salvo la de menor masa, se desintegran en otras que han de incluir la menos masiva al final de la cadena de desintegraciones. Estas se encabalgan con tal celeridad que la partícula desintegrante no dispone de tiempo suficiente para recorrer una distancia detectable. Si se formara una partícula supersimétrica, sólo se observarían en el laboratorio sus productos de desintegración estables: las partículas del modelo estándar y la partícula supersimétrica dotada de menor masa. Por tanto, para detectar partículas supersimétricas, deberá detectarse la partícula supersimétrica de masa mínima.

Desgraciadamente, la probabilidad de que la partícula supersimétrica menos masiva se detecte directamente es tan pequeña que resulta casi despreciable: interaccionaría debilísimamente con la materia ordinaria y escaparía a cualquier detector. En consecuencia, la energía total, incluyendo la masa en reposo, de las partículas producidas que



6. PARTICULAS SUPERSIMETRICAS: podrían producirse en los aceleradores de partículas llamados colisionadores electrón-positrón. (El positrón, que posee la misma masa que el electrón, presenta carga positiva.) De los choques entre electrones y positrones pueden surgir selectrones cargados positiva y negativamente, tal como se indica en el diagrama de Feynman superior y en el esquema inferior que representa la colisión y sus productos. El selectrón de carga positiva se desintegrará en un positrón y un fotino, mientras que el selectrón de carga negativa lo hará en un electrón y un fotino. Ambos fotinos escaparían a la detección; es decir, si ocurriera un suceso de este tipo, se caracterizaría porque, en promedio, faltaría la mitad de la energía. Tal proceso habría perdido también momento; su dirección vendría dada por la ''suma vectorial'' del momento de los fotinos. Hasta ahora no se han hallado candidatos claros para tal tipo de sucesos.



7. LAS COLISIONES PROTON- ANTIPROTON pueden producir partículas supersimétricas cuando, por ejemplo, un quark de un protón, o un antiquark de un antiprotón, choca contra un gluon de otro.

se detectan sería menor que la energía total de las partículas colisionantes. En otras palabras, la señal de supersimetría sería la energía que faltara: la energía que la partícula supersimétrica menos masiva se llevaría consigo.

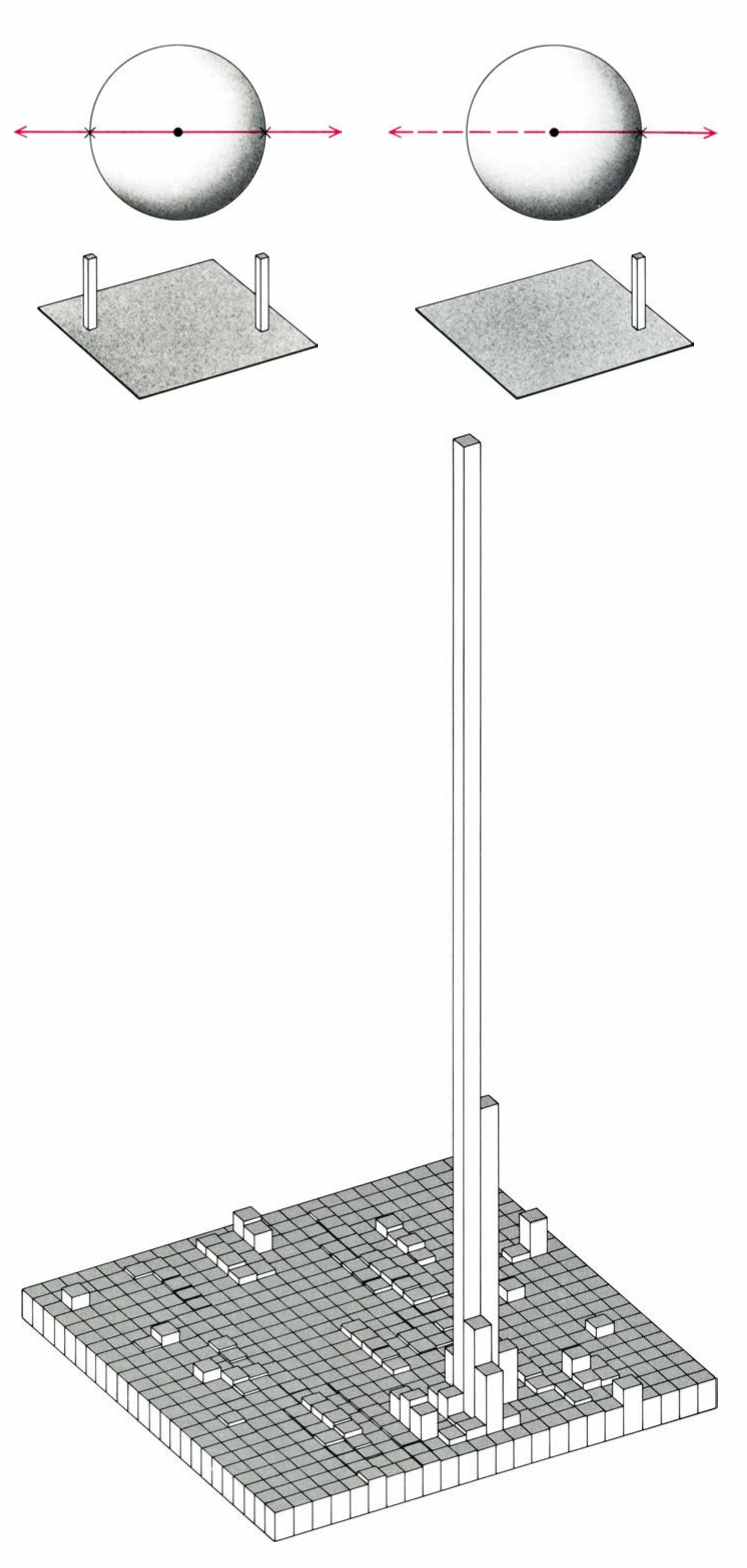
¿Puede descubrirse indirectamente una partícula a través de la observación de que falta una cantidad sustancial de energía? La respuesta es afirmativa. Así se dedujo la existencia del neutrino hace unos 50 años. Mucho más recientemente (en 1983), la realidad del bosón *W* se confirmó mediante un método similar. En los experimentos realizados en el Laboratorio Europeo de Física de Partículas de Ginebra (CERN), se produjeron bosones *W* en la colisión de protones y antiprotones. (El antiprotón, de masa idéntica a la del protón, se distingue de este por su carga negativa.) Algunos bosones *W* se desintegraron luego en un electrón y un neutrino. El neutrino escapó a la detección, dejando un electrón de alta energía. Midiendo la energía del electrón y determinando cuál debía ser la del neutrino para que se conservara la energía, se dedujo la existencia del bosón *W* y se determinó su masa.

Se están realizando experimentos similares para detectar partículas supersimétricas en colisionadores electrón-positrón y protón-antiprotón. (El positrón, de masa idéntica a la del electrón, presenta carga positiva.) Las colisiones entre pares de electrones y positrones podrían originar pares de selectrones positiva y negativamente cargados. El selectrón de carga positiva se desintegraría prestamente en un positrón y un fotino; el selectrón de carga negativa lo haría en un electrón y un fotino. Los dos fotinos escaparían; es decir, un suceso de este tipo, si ocurriera, se caracterizaría porque, en promedio, faltaría la mitad de la energía.

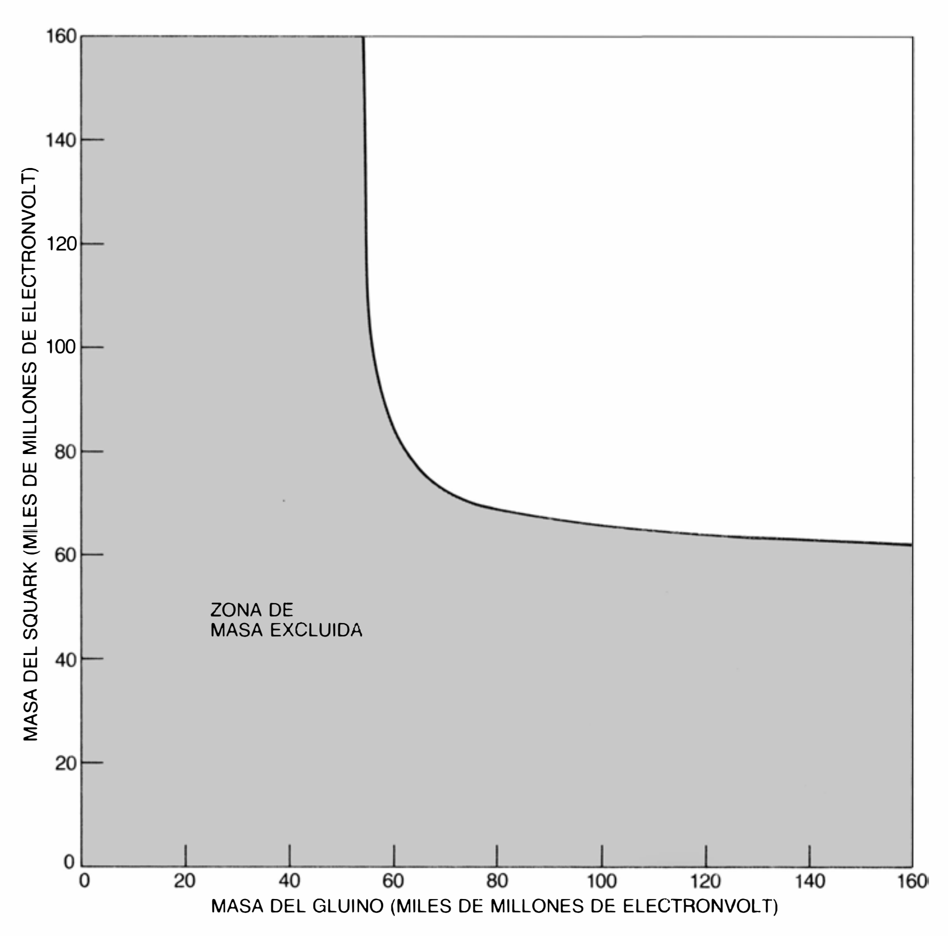
Puesto que el electrón y el positrón salientes provendrían de desintegraciones distintas, sus direcciones no guardarían correlación: no apuntarían en sentidos opuestos, según cabría esperar en una colisión normal. Además, si se definiera un plano mediante los haces de partículas entrantes y el positrón saliente, el electrón saliente no estaría, en general, en dicho plano; ello contradiría, de nuevo, lo que sucede en una colisión normal. Se han realizado búsquedas de sucesos con estas características en varios colisionadores electrón-positrón: el CESR, de la Universidad de Cornell, el PEP de la Universidad de Stanford, y el PETRA en Hamburgo. Hasta ahora no se han encontrado candidatos.

Los resultados negativos no descartan la supersimetría. Sólo indican la ausencia de selectrones más ligeros que la energía más elevada disponible en los colisionadores electrón-positrón; la masa de un selectrón debe ser, por lo menos, 23 veces mayor que la masa de un protón (es decir, unos 1000 millones de electronvolt), un 28 por ciento de la masa del bosón *W*. (Ciertos métodos indirectos permiten excluir masas algo mayores.) Tales límites cuantitativos pueden obtenerse merced a que la supersimetría es una teoría bien definida; con ella se puede calcular si, en una situación experimental dada, habría un número detectable de sucesos correspondientes a partículas supersimétricas de cierta masa. Sin tales cálculos, un resultado positivo podría interpretarse incluso como prueba de la supersimetría; ahora bien, un resultado negativo implicaría, lisa y llanamente, que se habrían producido poquísimas supercompañeras, sin aportar ninguna información acerca de las posibles masas permitidas. Como es razonable esperar que las masas de las partículas supersimétricas multipliquen varias veces, aunque no muchas, la masa del bosón *W*, se necesitan colisionadores capaces de explorar regiones de energía mayor.

Algo más elevadas son las energías que se ofrecen en los colisionadores protón-antiprotón; pero en éstos el engarce entre la teoría y el experimento se torna más delicado. Es más sutil debido a la naturaleza compuesta del protón: los cálculos han de tener en cuenta que un protón consta de tres quarks y cierto número de gluones que ligan a los quarks entre sí. Como cabía también esperar, en un protón en movimiento los gluones se llevan aproximadamente la mitad del momento y los quarks la otra mitad. Así, cada uno de los tres quarks debe llevar una sexta parte, más o menos, del momento total. Las máquinas existentes, limitadas sobre todo por razones económicas,



8. LA FALTA DE ENERGIA es la señal que delata la supersimetría. Supongamos que una partícula se desintegra en otras dos, siendo éstas registradas por un detector esférico. Si el detector se "desenrolla" entonces sobre una superficie plana, aparecerán dos picos, uno para cada partícula (*superior izquierda*). Si el detector registra sólo una de las partículas, aparecerá sólo un pico (*superior derecha*) y parecerá que falta energía. Como las partículas supersimétricas escaparán a todos los detectores conocidos, su producción estará caracterizada por sucesos de un pico. Tales sucesos, uno de los cuales se muestra aquí, se han encontrado en el detector UA1 del CERN, el Laboratorio Europeo de Física de Partículas. Sin embargo, sucesos ya predichos por el modelo estándar presentan una configuración similar; no se sabe, si se han producido partículas supersimétricas.



9. DEL ANALISIS DE DATOS EXPERIMENTALES del CERN se desprende que, si los squarks y los gluinos existen, su masa superará, probablemente, los 70.000 millones de electronvolt (*región blanca*).

han producido colisiones de 23.000 millones de electronvolt (GeV) entre electrones y positrones, y colisiones de 315 GeV entre protones y antiprotones. En consecuencia, los quarks y los gluones de un protón, a pesar de que sólo llevan una parte del momento del protón, pueden utilizarse para analizar escalas de masa mayores que las accesibles en los actuales colisionadores electrón-positrón.

En los colisionadores protón-protón o protón-antiprotón pueden producirse distintos tipos de choques. Supongamos que un quark de un protón choca contra un gluon de un antiprotón y produce un squark y un gluino. El squark se desintegraría rápidamente en un quark y un fotino, y el gluino en un quark, un antiquark y un fotino. Un quark o un antiquark aislados no pueden emerger de la colisión; por el contrario, deben convertirse en hadrones. Como en este caso la partícula emitida es energética, se convierten en un grupo de hadrones que se mueven en la misma dirección que el quark original. Los físicos llaman chorro ("jet") a ese grupo de hadrones.

En el ejemplo, tres chorros de hadrones (uno para cada quark y el tercero para el antiquark) y dos fotinos emergerán hacia la zona que rodea la interacción. Cuando el gluino se desintegra, su energía se comparte entre el quark, el antiquark y el fotino. Sin embargo, no es preciso que la energía se reparta por igual; a veces, cualquiera de los tres productos de la desintegración se lleva la mayor parte de la energía disponible. Aunque el balance energético, junto con otros efectos relacionados, provoca que la comparación entre teoría y experimento en el caso de colisionadores de protones sea más difícil que en el caso de los colisionadores de electrones, ese cotejo puede realizarse.

En 1982, Jacques P. Leveille, entonces en la Universidad de Michigan, y uno de los autores (Kane) declararon que se obtendrían indicios de la supersimetría si se producían ciertas observaciones (la presencia de uno o más chorros de partículas en combinación con una falta grande de momento, por ejemplo) en un colisionador hadrónico de alta energía. Un año después asistíase a un gran revuelo tras notificarse que se habían visto sucesos de ese tipo en los detectores UA1 (Area Subterránea 1) y UA2 del CERN. Distintos grupos de físicos teóricos han examinado la posibilidad de que se hubieran producido partículas supersimétricas. Nosotros mismos hemos realizado análisis minuciosos en colaboración con R. Michael Barnett, del Laboratorio Lawrence Berkeley. Otros análisis se deben a John Ellis, del CERN, y Henry Kowalski, del DESY (el acelerador de electrones de Hamburgo), a Vernon D. Barger, de la Universidad de Wisconsin en Madison, y sus colaboradores, a Ewald Reya, de la Universidad germana de Dortmund, y D. P. Roy, del Instituto Tata de Investigación Fundamental de la India.

El número de sucesos carentes de energía observados en el primer conjunto de datos, aunque pequeño, sugería inicialmente la posibilidad de nuevas partículas. Ahora bien, los sucesos predichos por el modelo estándar pueden presentar una configuración similar a las configuraciones observadas en el CERN. Hacen falta, por tanto, análisis estadísticos para demostrar que se están viendo fenómenos genuinamente nuevos. No obstante los datos acumulados a lo largo de este tiempo, la situación permanece oscura, y la posibilidad de que se haya producido el descubrimiento de partículas supersimétricas se reputa menos probable de lo que parecía en un comienzo. Durante este año se recogerán en el colisionador del CERN más datos que podrán aclarar si alguno de los pocos sucesos implicados corresponden a la producción de partículas supersimétricas.

Junto con Barnett, los autores han realizado un análisis exhaustivo de los datos del CERN. Empezaron por suponer que el fotino es la partícula supersimétrica menos masiva. Trabajando con la hipótesis adicional de que los sucesos en que falta energía pueden explicarse con el modelo estándar, llegamos a la conclusión de que los gluinos y los squarks pesarán, por lo menos, 75 veces más que la masa del protón, cifrada ésta en 70 GeV [*véase la figura 9*]. Aunque se trata de una masa grande, no alcanza la masa del bosón *W* (81 GeV).

No obstante, si resulta que algunos de los sucesos corresponden a la producción de partículas supersimétricas, de nuestro análisis se desprende que el fotino no será la partícula supersimétrica más ligera. Una conclusión sorprendente, pues se desconocen las masas de las partículas supersimétricas. Llegamos a esta conclusión merced al carácter muy restringido de la teoría supersimétrica, que le permite avanzar predicciones detalladas que pueden comprobarse experimentalmente.

En colaboración con Mariano Quirós, del Instituto de Estructura de la Materia del Consejo Superior de In-

vestigaciones Científicas (CSIC), hemos razonado que la partícula supersimétrica menos masiva podría ser el higgsino (la compañera supersimétrica del bosón de Higgs). Si tal ocurriera, el fotino sería inestable y se desintegraría en un fotón y un higgsino. En cuyo caso, los límites que pueden darse a las masas del squark y del gluino son algo más débiles.

A medida que, en el futuro, se disponga de máquinas con mayores energías e intensidades, se podrán producir y detectar partículas supersimétricas de masa también mayor. Los colisionadores electrón-positrón que empezarán a funcionar en los próximos años (TRISTAN en Japón, en 1986, SIC en el Centro del acelerador lineal de Stanford, en 1987, y el LEP en el CERN, en 1989) estarán capacitados para detectar sleptones de masas en torno a los 50 GeV. El colisionador protón-antiprotón del Fermilab, que deberá empezar a proporcionar datos a finales de año, podrá detectar squarks y gluinos de masas entre 100 y 150 GeV, según su intensidad. Así pues, antes de 1990 se habrán encontrado, o se habrán excluido, sleptones de 50 GeV y squarks de unos 150 GeV.

Para trascender esas masas, se necesitarán máquinas que están en proyecto aunque aún no se han aprobado. La comunidad de físicos de partículas de los EE.UU. ha decidido proponer un colisionador protón-protón, llamado Supercolisionador Superconductor (SSC), de energías de 20.000 GeV por haz y de una intensidad unas 1000 veces mayor que la de los colisionadores protón-antiprotón del CERN o Fermilab [véase "El supercolisionador superconductor", de J. David Jackson, Maury Tigner y Stanley Wojcicki; INVESTIGACION Y CIENCIA; mayo, 1986]. En el SSC se podrán encontrar squarks y gluinos cuya masa multiplique por 20 la del bosón W. Para cuando tal máquina esté en funcionamiento, si no antes, los físicos esperan encontrar indicios experimentales que les lleven hacia una teoría que trascienda el modelo estándar. En particular, los datos del SSC podrían decidir definitivamente si la naturaleza es supersimétrica en la escala de la fuerza electrodébil, y podrían así ayudar a comprender las leyes de la naturaleza a dicha escala. La opción alternativa sería que la supersimetría fuera, como máximo, una propiedad matemática de las teorías cuánticas de campos, cuya incidencia se dejara sentir a energías mucho mayores que aquellas que los investigadores nunca conseguirán analizar directamente.

Ciencia y sociedad

Sin espacio

No constituye secreto alguno que el programa espacial estadounidense atraviesa un mal momento. Cuatro accidentes –la explosión, en octubre de 1985, de un cohete Titán que llevaba a bordo un satélite del Departamento de Defensa, la pérdida de la lanzadera espacial *Challenger* y de su tripulación de siete miembros el pasado 7 de enero, la explosión, en abril, de otro Titán (que dañó las instalaciones de lanzamiento) y el fracaso de la puesta en órbita de un satélite meteorológico por medio de un cohete Delta a principios de abril– han limitado seriamente, al menos durante un tiempo, la capacidad norteamericana de colocar satélites en órbita. La crisis actual ha desembocado en una revisión a fondo de la estrategia espacial de esa nación, de cuyo examen se desprenden fallos graves que podrían trascender la mera reducción numérica de vehículos espaciales.

En opinión de Albert Wheelon, vicepresidente de la Hughes Aircraft Company y miembro de la comisión encargada de analizar el accidente del *Challenger*, así como del Comité presidencial del Servicio Exterior, "tenemos ante nosotros un desastre sin calificar . . . diríase que hemos echado el cierre". Se han suspendido hasta dentro de año y medio o dos todas las misiones de la lanzadera espacial; las operaciones con cohetes Delta y Titán se han aplazado hasta conocer las causas de su pérdida. Es más, la explosión del Titán del pasado abril provocó graves daños a la única rampa de lanzamiento de ese tipo de cohetes que se encontraba en funcionamiento, situada en la base aérea de Vandenburg, y que es la única localizada en territorio continental norteamericano desde la que pueden colocarse con comodidad los satélites en órbitas polares. Puesto que la mayoría de los satélites meteorológicos militares y espías deben operar en órbitas polares, y dado que el Titán es el único cohete norteamericano capaz de transportar los de mayor tamaño, han quedado aplazados esos programas hasta que se reparen las instalaciones, lo que quizás exija un año largo de trabajos.

No son pocos los compromisos afectados por esa cadena de accidentes: transporte de satélites de comunicaciones para la India, Indonesia, el Ministerio británico de Defensa y las compañías Hughes y RCA; varias misiones científicas, como las sondas planetarias *Galileo* y *Ulises* (que sólo pueden lanzarse aprovechando ciertas "ventanas" temporales) y el Telescopio Espacial; distintos encargos del Ministerio de Defensa de los Estados Unidos y varios satélites meteorológicos. Estos últimos revisten especial importancia, al quedar en 1984 fuera de servicio el *GOES-5* y perderse en el desastre del Delta el *GOES-7*, lo que ha dejado a la Administración Nacional de los Océanos y la Atmósfera con un solo satélite para la cobertura del país entero, cuando se necesitan dos, uno por cada costa. (El satélite que persiste va ahora periódicamente del Pacífico al Atlántico registrando los fenómenos atmosféricos de mayor interés.) Según Chester M. Lee, jefe de servicios contratados de la Administración Nacional de Aeronáutica y del Espacio (NASA), "algunos satélites sufrirán retraso y otros probablemente no lleguen nunca a lanzarse".

Pero hay varios analistas que opinan que la situación no es tan negra como se ha pintado. Los Estados Unidos podrían enviar al espacio ingenios de interés decisivo. Para mediados o finales de junio estaba previsto el lanzamiento de dos cohetes Atlas, uno con un satélite meteorológico a bordo (no el sustituto del *GOES-5*) y otro con un satélite de comunicaciones para la Armada. (El Atlas no es el sustituto ideal del Titán, ya que sólo admite un tercio de la carga de éste.) Y lo que es más importante, muchos cohetes de antaño podrían modificarse para lanzar, en caso de urgencia, cargas de menor tamaño. Una opinión autorizada del sector industrial sostiene que podría incluso ponerse a punto un lanzador de urgencia para situar un satélite en órbita polar.

El problema son los costos. La adaptación de las instalaciones para el despegue de cohetes de emergencia requeriría una inversión mínima de 40 a 50 millones de dólares. La adaptación de los vehículos saldría por unos 60 o 70 millones de dólares cada uno, aun cuando pudiera repartirse entre 10 o 12 unidades el coste de la transformación. El cohete de emergencia de puesta en órbita polar, opina la fuente industrial, "constituiría un producto de artesanía. Lanzaríamos al espacio un Rolls-Royce".

La verdad es que tampoco quedan tantos cohetes viejos: se les ha ido arrumbando en aras de la lanzadera. (Los hangares de la NASA sólo cuentan con dos Delta.) Los únicos sustitutos son unos pocos "vehículos de lanzamiento complementarios desechables" (CELV, por *complementary expendable launch vehicles*) que adquirieron las Fuerzas Aéreas hace un par de años ("en contra de la vigorosa oposición de la NASA", subraya Wheelon) y que se entregarán en 1988. Probablemente los CELV no se emplearían en el lanzamiento de satélites comerciales.

En el desfase de los viejos lanzadores está la raíz de lo que puede convertirse en una crisis mucho más grave. Hay en el espacio suficiente número de satélites de comunicaciones para satisfacer las necesidades de la mayoría de usuarios. Sin embargo, para 1989 o 1990, la mayor parte de esos satélites habrá de sustituirse o repararse; quizá no se disponga de cohetes que lleven a cabo esa misión. Cuando dejen de funcionar, la escasez de satélites afectará a la economía entera. ¿Qué ocurrirá en las empresas cuyos negocios dependen de la comunicación de sus delegaciones por medio de satélites y no utilizan soporte rígido?

En el Departamento de Transporte, quien entiende del uso comercial del espacio, crece el entusiasmo por "privatizar" las operaciones espaciales comerciales: animar a las compañías privadas a que compren cohetes, dispongan de bases de lanzamiento propias y ofrezcan el transporte espacial como un servicio comercial más. Llega incluso a sugerir que se prohíba a la NASA (en especial a su lanzadera) las operaciones con cargas comerciales. Ello aseguraría un mercado a las compañías privadas y no habrían de competir con precios subvencionados por la administración.

¿Cuáles son las medidas generales que debe adoptar la estrategia espacial norteamericana para impedir que se repitan otras crisis? Cualquier nueva política debería contemplar la construcción de una flota mayor y más diversificada de cohetes que complementen a la lanzadera. Entre los analistas, tanto de la administración como independientes, cunde la opinión de que se ha apostado demasiado por la lanzadera convirtiéndola en el sistema exclusivo de las operaciones espaciales norteamericanas, desatendiendo el desarrollo de un plan global coherente de acceso al espacio. Quizá se insista ahora en reservar la lanzadera para aquellas misiones que sólo pueden efectuar los hu-

manos y apoyarse en vehículos menores, no tripulados, para el desempeño de otras funciones.

Visión doble

Un grupo de astrónomos, encabezados por Edwin L. Turner, de la Universidad de Princeton, ha recabado pruebas según las cuales lo que hasta hoy se consideraban dos quásares (objetos celestes que semejan estrellas) son, en realidad, imágenes de uno solo. Aunque se había propuesto anteriormente la posibilidad de esa escisión de la imagen astronómica, la separación angular registrada entre esas dos supuestas imágenes de un mismo objeto es, al menos, 20 veces más ancha que las separaciones reconocidas hasta la fecha.

El único mecanismo conocido que puede explicar la escisión es el que propuso Albert Einstein en 1936: una lente gravitatoria. Se forman tales lentes cuando el campo gravitatorio de un objeto de gran masa distorsiona el espacio-tiempo. Puesto que la trayectoria de la luz configura la geometría local del espacio-tiempo, en la vecindad de un objeto de gran masa los rayos luminosos se curvan. Así, los rayos divergentes emitidos por una fuente de luz distante que alcanzaran el objeto se "doblarían", rodeándolo, y convergerían. Si llegaran a la Tierra algunos de esos rayos, procedente cada uno de ellos de una dirección ligeramente distinta, en una pequeña zona del firmamento se observarían muchas imágenes de la fuente luminosa.

Hasta ahora, la máxima separación angular registrada entre un par de imágenes gravitatorias era de unos 0,002 grados. De ahí que, al descubrirse en 1979 dos quásares próximos, se descartara la posibilidad de que fueran dos imágenes de un mismo objeto; denominados respectivamente 1146 + 111 B y 1146 + 111 C, esos dos objetos celestes distaban entre sí 0,04 grados, separación excesiva para atribuirla a una lente gravitatoria. Sin embargo, ciertas pruebas apuntaban una posible relación entre los dos quásares.

Se caracterizan esos objetos por mostrar un importante desplazamiento de su espectro luminoso hacia el extremo correspondiente a las longitudes de onda largas (hacia el extremo rojo). Tal desplazamiento puede deberse a que el quásar esté dotado de una elevada velocidad de recesión (que se supone directamente relacionada con su lejanía de la Tierra) o a su propio campo gravitatorio, de gran intensidad. Curiosamente, los espectros de 1146 + 111 B y C mostraban la misma cuantía de desplazamiento hacia el rojo, señal de que su distancia de la Tierra era la misma o de que poseían igual masa.

En una carta a *Nature*, el pasado febrero, Bohdan Paczyński, también de Princeton, señalaba que la pareja 1146 + 111, junto con otras parejas y tripletes de quásares, podría ser el tipo de ilusión óptica que cabe esperar de una lente gravitatoria situada por delante de un quásar. Paczyński postulaba que las mediciones precisas del desplazamiento hacia el rojo y los perfiles de los espectros de emisión podrían servir de "huellas dactilares" que determinaran si los grupos de quásares corresponden a la imagen de uno solo.

El equipo de astrónomos dirigido por Turner logró por fin cotejar las huellas espectrales de 1146 + 111 B y C, descubriendo su estrecha semejanza. Recolectaron los datos espectrográficos en el Observatorio de Kitt Peak e informaron en *Nature*.

Las primeras investigaciones realizadas mediante telescopios ópticos no han revelado la presencia de ningún supercúmulo de galaxias de tamaño suficiente para dar cuenta de la separación entre 1146 + 111 B y C. Consecuentemente, los astrónomos se plantean la posibilidad de que en el fenómeno participen manifestaciones más exóticas de grandes acumulaciones de masa: agujeros negros o cuerdas cósmicas. Estas, extremadamente tenues, se caracterizan por su enorme densidad. Quizá se extiendan por todo el universo. Algunas teorías sobre el origen del universo predicen su existencia. Ha despertado gran interés en círculos astrofísicos y cosmológicos la posibilidad de que en el núcleo de la lente gravitatoria que afecta a la observación de 1146 + 111 B y C se encuentre una cuerda cósmica, pues sería la primera que se detecta.

En hora local

Cualquiera que haya atravesado en vuelo dos o más zonas horarias conocerá muy bien los trastornos cronológicos que suelen acompañar a los viajes en paralelo al ecuador. Son incontables quienes, desvelados de madrugada, han anhelado una píldora que les permitiera una rápida e indolora sincronización con la hora local. Acaba de hacerse realidad ese sueño. Fred W. Turek y Susan Losee-Olson, de la Universidad del Noroeste, han descubierto que un medicamento de uso común pone en hora el reloj interno del hámster dorado.

Turek y Losee-Olson emplearon la droga denominada triazolam, que se utiliza en el tratamiento del insomnio. Forma parte de la familia de las benzodiacepinas; el miembro de esa familia que suele recetarse más a menudo es el válium. Se cree que las benzodiacepinas actúan incrementando el efecto del ácido gamma-aminobutírico (GABA), neurotransmisor ampliamente distribuido por el sistema nervioso central. Las neuronas que contienen GABA se encuentran en los núcleos supraquiasmáticos, estructuras localizadas, por parejas, en el hipotálamo y que parecen constituir la base del marcapasos biológico central de los mamíferos.

El hámster dorado resulta una especie ideal para el análisis de los ritmos circadianos, pues su conducta en cautividad muestra una regularidad sorprendente. Los hámster enjaulados comienzan su actividad en la noria exactamente a la misma hora todos los días, por lo que cualquier variación de la hora de inicio de esa ocupación denunciará la alteración de los ritmos internos. Durante dos semanas, y para determinar la línea base del experimento, Turek y Losee-Olson registraron la actividad diaria de un grupo de hámsters; seguidamente, dividido el ritmo circadiano del animal en ocho partes iguales, les inyectaron triazolam siguiendo una pauta de administración de una dosis cada ocho intervalos temporales.

Curiosamente, los resultados indicaron que el efecto de la droga variaba de forma importante según el intervalo temporal en que se administrara el medicamento. Cuando se inyectaba triazolam seis horas antes de lo que correspondería al inicio de la actividad en la noria, el ciclo circadiano se adelantaba unos 90 minutos. Si se daba la inyección entre seis y nueve horas después del comienzo de la actividad, el ciclo se atrasaba hasta en una hora. La administración de la droga en otros intervalos provocaba desfases menores.

Los hallazgos de Turek y Losee-Olson se han publicado en *Nature* junto a un comentario de Arthur T. Winfree, de la Universidad de California en San Diego. Opina Winfree que "El interés práctico potencial de los resultados [de Turek y Losee-Olson] reside en la esperanza de que ese mismo fármaco, u otro emparentado dotado de una rapidez de acción y eliminación comparables y que carezca de efectos secundarios importantes, logre poner en hora con igual prontitud el reloj circadiano humano. De ser así, pronto nos veremos cargados de píldoras y protocolos de administración cada vez que debamos atravesar más de una zona horaria al día."

El Niño

Este calentamiento anómalo de la superficie del mar en el Pacífico ecuatorial está asociado a una vasta fluctuación de la presión atmosférica. Algunos cambios generales del tiempo se hallan ligados a esas anomalías ecuatoriales

Colin S. Ramage

De todas las ciencias del medio ambiente, la meteorología es la que produce un impacto más inmediato en la sociedad. Y a la inversa, la demanda social de buenas predicciones del tiempo ejerce una influencia orientadora sobre la investigación meteorológica. Buen ejemplo de ello son las predicciones estacionales, por las que el público ha mostrado un notable interés, por más que los resultados no hayan sido hasta ahora mejores de lo que podría esperarse de una estima razonable. A nadie debiera sorprender ese fracaso. La llegada de una depresión, por citar un suceso meteorológico común, se puede predecir con sólo tres a cinco días de antelación. ¿Por qué, pues, se iba a esperar predecir el tiempo de una estación, que es un producto de múltiples sucesos, con meses de antelación? Pese a ello, la demanda de tales predicciones se torna apremiante, y los meteorólogos perseveran.

Pero, al hacerlo, procuran eludir su incapacidad escudándose en predicciones a largo plazo de sucesos meteorológicos individuales. Y se centran en las variaciones a gran escala, incluso globales, en la circulación general atmosférica que condicionen el tiempo a escala regional. Se parte de la hipótesis según la cual si se conocieran y comprendieran las causas y los efectos de las variaciones a gran escala, tendríamos una guía aproximada del futuro meteorológico.

Con mucha diferencia, el punto de referencia más sólido (y prometedor) de cuantos conocemos es El Niño; se trata de un calentamiento anómalo del agua superficial en el Pacífico ecuatorial. El Niño se produce a intervalos irregulares, en conjunción con la Oscilación Meridional, fluctuación ésta de gran amplitud de la presión atmosférica entre el Pacífico tropical sudoriental y el occidental. Los meteorólogos y oceanógrafos conocen ambos fenómenos desde hace decenios. Pero como se producían en una de las regiones más despobladas del globo, durante mucho tiempo sólo interesaron a muy pocos investigadores.

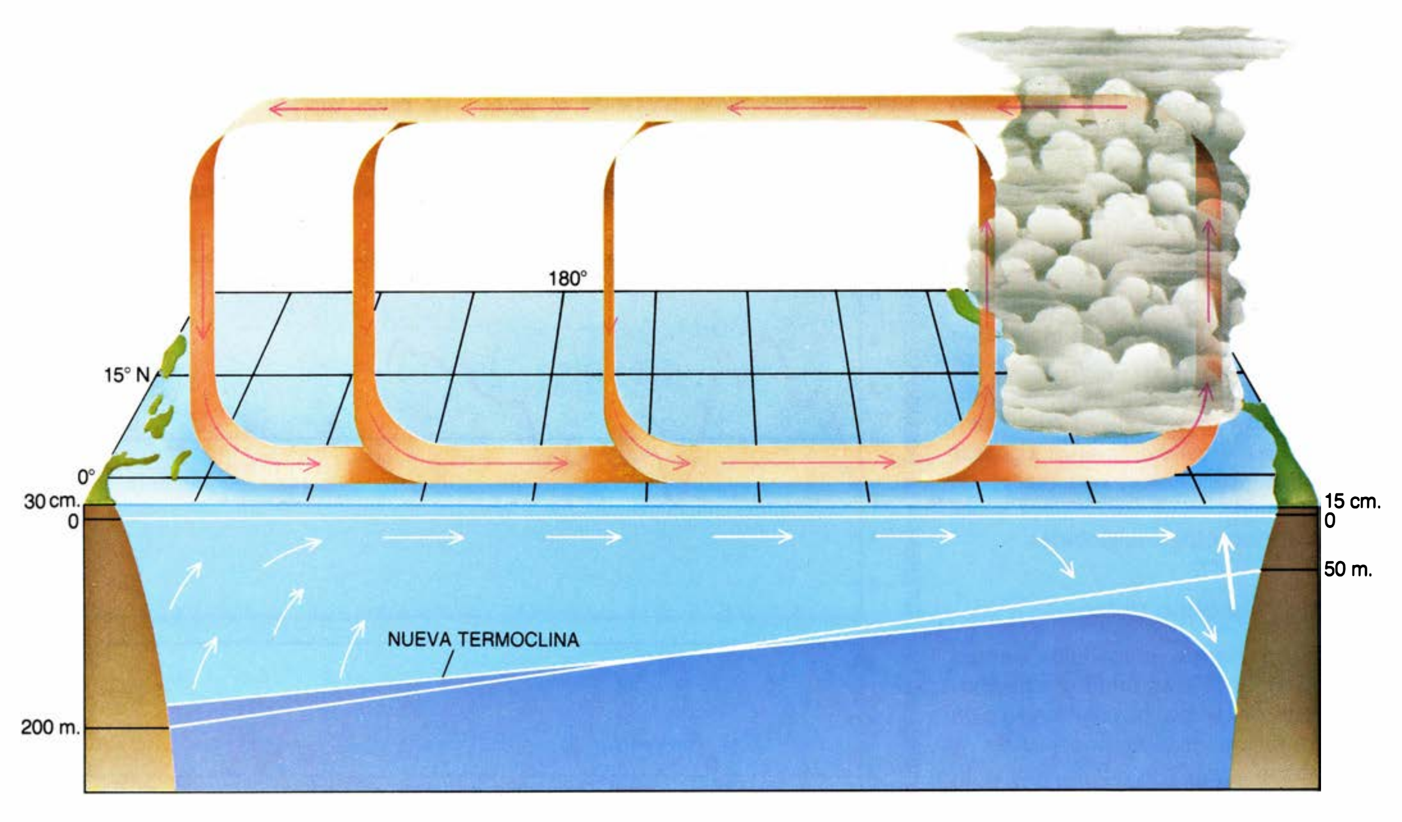
Esos fenómenos habrían permanecido en la sombra de no haberse descubierto su relación con el tiempo reinante en otras regiones, entre ellas los Estados Unidos. Durante el episodio de El Niño y la Oscilación Meridional de 1982-83, por ejemplo, hubo una plaga de inundaciones en California y se endureció la sequía en Africa. El descubrimiento de esta conexión global indujo a suponer que las anomalías oceánicas y atmosféricas producidas en el Pacífico ecuatorial podrían encerrar la clave para establecer predicciones estacionales bien fundadas del tiempo en otros lugares. Aunque todavía no se ha cumplido esa esperanza, el tesón puesto en las predicciones ha conducido ya a ciertos progresos en el conocimiento de las anomalías.

Definición de las anomalías

Desde hace más de un siglo, los pescadores vienen llamando El Niño, en honor del Niño Jesús, a la aparición anual, hacia Navidad, de agua caliente mar adentro de las costas de Ecuador y norte del Perú. La superficie del océano es allí más bien fría, si la comparamos con las aguas ecuatoriales típicas; se mantiene así a causa de la corriente del Perú, que avanza hacia el Norte y aleja de las costas el agua superficial, permitiendo que el agua más fría aflore de las profundidades. El agua fresca es rica en nutrientes, principalmente fosfatos y nitratos, que alimentan al fitoplancton y mantiene en último término el caladero peruano de anchoas, la región pesquera más extensa del mundo. Hacia Navidad, una corriente cálida que avanza rumbo al Sur desplaza al agua fresca, empobreciendo el afloramiento de nutrientes; la pesca baja entonces, aunque no mucho. El calentamiento no trasciende la zona septentrional de Perú y suele terminar en marzo o abril.

Pero en alguna ocasión, El Niño llega con redoblada intensidad y se extiende allende esos límites espacio-temporales citados. En vez de volver a su valor normal en marzo o abril, las temperaturas en la superficie del mar suben a lo largo de toda la costa del Perú y en la parte central y oriental del Pacífico ecuatorial. Las temperaturas se mantienen altas durante más de un año. Así fueron las apariciones correspondientes a los años 1953, 1957-58, 1965, 1972-73, 1976-77 y, la más reciente, en 1982-83, cuando la temperatura de la superficie del océano ante las costas peruanas subió más de siete grados Celsius. El impacto acumulativo sobre las pesquerías de anchoas de los sucesos posteriores a 1972 ha sido catastrófico: el total de capturas anuales cayó desde un máximo de 12 millones de toneladas métricas en 1970 a menos de medio millón de toneladas en 1983. En los círculos científicos, la expresión El Niño suele reservarse a esos episodios intensos, excluyendo el calentamiento anual y bastante suave (entre uno y dos grados) de la superficie.

El primer paso importante hacia la explicación de El Niño fue dado, en 1966, por Jacob Bjerknes, de la Universidad de California en Los Angeles. Mostró que el calentamiento anómalo del océano está asociado a la Oscilación Meridional. Esta, observada por primera vez, en 1924, por Sir Gilbert Walker, es un enlace transpacífico de sistemas báricos. Cuando la presión sube en el sistema de altas presiones centrado en la isla de Pascua, desciende en el sistema de baja presión situado sobre Indonesia y el norte de Australia, y viceversa. Para cuantificar el fenómeno, Walker definió el índice de Oscilación Meridional, que se calcula restando la presión en el Pacífico



1. EL NIÑO es una manifestación de la Oscilación Meridional, una fluctuación de la presión atmosférica entre un centro de altas presiones del Pacífico sudoriental y un centro de bajas presiones centrado sobre Indonesia y norte de Australia. En condiciones habituales (*arriba*), la diferencia de presión entre esos centros da origen a vientos alisios del Este a lo largo del Ecuador. Los vientos acumulan agua caliente y elevan, en unos 40 centímetros, el nivel del mar en el Pacífico occidental. También ahondan la termoclina, el intervalo de separación entre la capa de agua cálida y superficial y las capas subyacentes más frías, hasta una profundidad de unos 200 metros. Frente a América del Sur, donde los alisios impulsan las aguas mar adentro, la termoclina es somera y el agua fría aflora a la superficie. Cerca de Indonesia, los vientos alisios convergen con los vientos del Oeste, provocando el ascenso del aire y desencadenando lluvias torrenciales. El aire se mueve hacia el Este en altura y desciende en el Pacífico central y oriental, donde el tiempo es seco. Durante un episodio de El Niño (*abajo*), la diferencia de presión Este-Oeste se hace tan pequeña que los alisios colapsan en el Pacífico occidental. El agua caliente allí acumulada reanuda su curso hacia el Este; al mismo tiempo, unas ondas subsuperficiales, llamadas de Kelvin, se propagan a lo largo del Pacífico y hunden la termoclina frente a Sudámerica, donde el agua que aflora se vuelve caliente. Ambos efectos calientan la superficie del mar. Durante el último episodio registrado, las características del tiempo se invirtieron.

occidental de la presión en el Pacífico oriental. El índice es positivo cuando la diferencia entre Este y Oeste es más alta de lo normal, y negativo cuando es inferior a lo habitual.

Se desconocen las causas de la Oscilación Meridional. Desde el punto de vista de la predicción estacional, cabe reseñar las notables fluctuaciones que experimenta a lo largo de períodos de varios años, fluctuaciones que van asociadas a extensas desviaciones de las condiciones normales de temperatura y precipitación. El propio Walker había señalado, por ejemplo, que las lluvias monzónicas de verano en la India tendían a faltar cuando el índice de Oscilación Meridional era bajo y abundar cuando era alto. Cuatro decenios más tarde, Bjerknes se dio cuenta de que también El Niño estaba asociado con un índice bajo: iníciase cuando el índice desciende desde un valor alto normal y alcanza su máxima intensidad cuando el índice llega a su mínimo. Así, El Niño de 1972-73, que devastó las pesquerías peruanas de anchoas, se produjo en una época en que el índice había caído a uno de los valores más bajos nunca registrados, y se vio acompañado de una pertinaz sequía que sufrió la India. Además, la sequía azotó también la Unión Soviética, Nueva Guinea y Hawai, en tanto que Perú, las islas Filipinas y California experimentaron graves inundaciones.

Los efectos de un episodio El Niño-Oscilación Meridional (que por razón de brevedad llamaré simplemente El Niño) se dejan sentir allende el Pacífico ecuatorial. Como el episodio de El Niño de 1972-73 se identificó con amplio consenso al poco de su comienzo, los investigadores se animaron a pensar en futuras previsiones, con meses de antelación, de otras apariciones y sus efectos meteorológicos globales.

El Niño típico

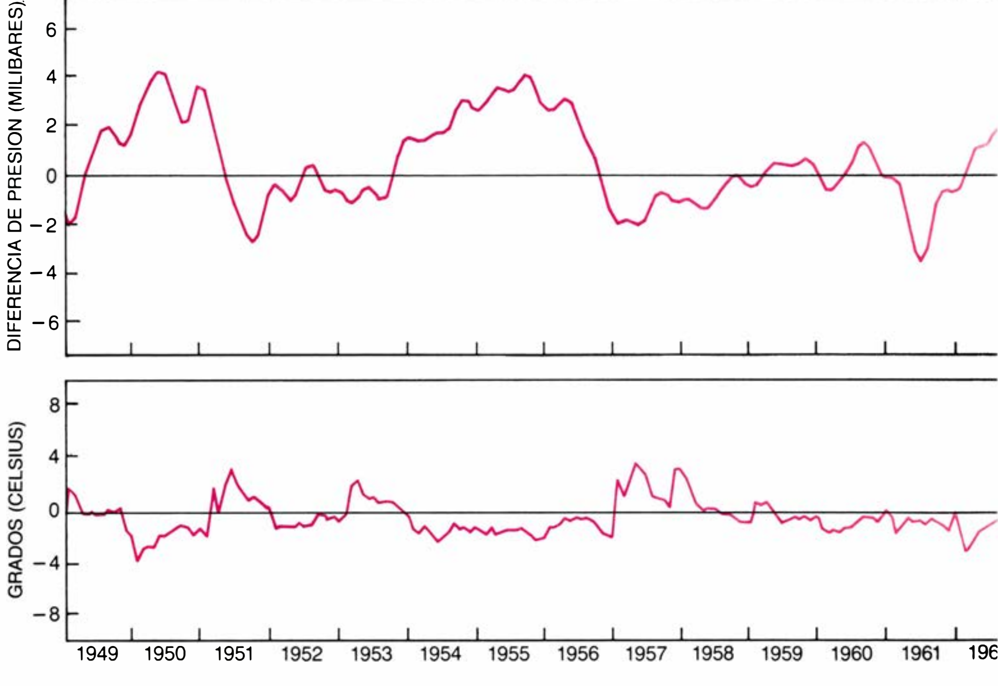
Hacia mediados de los años setenta se había elaborado ya una formulación, ampliamente aceptada, de la sucesión de acontecimientos que preceden y acompañan a El Niño. Esta sucesión, llamada hoy El Niño típico, se basaba en la descripción de Bjerknes de la Oscilación Meridional y en un modelo de la circulación oceánica desarrollado por Klaus Wyrtki, de la Universidad de Hawai en Honolulu. Los modelos se obtuvieron a partir de promedios mensuales de determinadas variables: presión atmosférica, dirección y velocidad del viento y temperatura en la superficie del mar, medidas en diversos puntos del Pacífico durante los Niños de 1957-58, 1965 y 1972-73.

La descripción de El Niño típico se apoya en el comportamiento de los vientos alisios sobre el Pacífico tropical. En el Pacífico central y oriental, los alisios forman parte de la circulación alrededor de dos sistemas persistentes de alta presión: el anticiclón del Pacífico sur, centrado cerca de la isla de Pascua, y el del Pacífico norte, centrado frente a la costa de California. En torno a los centros de alta presión, la circulación es anticiclónica, es decir, horaria en el hemisferio Norte y antihoraria en el meridional. En consecuencia, los vientos alisios soplan hacia el Ecuador a lo largo de las costas norteamericanas y sudamericanas. Los alisios del Nordeste y del Sudeste se encuentran en la llamada zona de convergencia intertropical, que oscila generalmente entre las latitudes de cuatro grados Norte en abril y ocho grados Sur en septiembre. Por nacer El Niño cerca del Ecuador (aunque no se sabe a ciencia cierta por qué razón), los alisios del Sudeste revisten una particular importancia en el ciclo de El Niño.

A lo largo de la costa de América del Sur, los alisios del Sudeste impulsan la Corriente del Perú, forzando el agua superficial mar adentro y permitiendo que el agua fría y rica en nutrientes aflore a la superficie. El impulso hacia el Oeste de los vientos alisios se mantiene sobre el Pacífico central y oriental. Según el modelo de Wyrtki, el esfuerzo de rozamiento resultante sobre la superficie del mar eleva el nivel de éste en el Pacífico occidental. El agua se acumula hacia el Oeste. El agua acumulada incrementa el espesor de la capa superficial caliente del océano; dicho de otra manera, deprime la termoclina, o intervalo de separación entre la capa superficial bien mezclada y las capas más frías y profundas. (La termoclina no constituye ninguna frontera estanca, sino una zona estable con un notable gradiente vertical de temperatura.) Frente a la costa de América del Sur, la termoclina comienza ya a los 50 metros de profundidad, lo que explica por qué el agua que aflora es fría; en el Pacífico occidental, sin embargo, no se inicia hasta los 200 metros.

Los propios alisios del Sudeste se deben, en último término, al gradiente de presión entre el sistema de alta presión del Pacífico sur y el sistema de baja presión sobre Indonesia y Australia. De aquí que el índice de Oscilación Meridional, que describe la diferencia de presión de estos dos sistemas, sea también una medida de la intensidad de estos vientos. Cuando el índice es alto, el gradiente de presión es grande y los vientos intensos.

El Niño viene anunciado por un



2. ARCHIVOS HISTORICOS de la Oscilación Meridional (*arriba*) y de la temperatura en la superficie del mar frente a la costa del Perú (*abajo*). Nos ponen de manifiesto que las dos variables están relacionadas, aunque no se trata de una asociación perfecta. La Oscilación Meridional se caracteriza mediante un índice calculado restando la presión atmósferica en superficie de Darwin, Australia, de la presión en la isla de Pascua. Cuando el índice es positivo, el gradiente de presión en el sentido Este-Oeste es mayor de lo normal, y más fuertes los vientos alisios; inversamente, un índice negativo refleja alisios flojos. El gráfico que se presenta aquí se basa en promedios mensuales de la presión en superficie y se ha "suavizado" estadística-

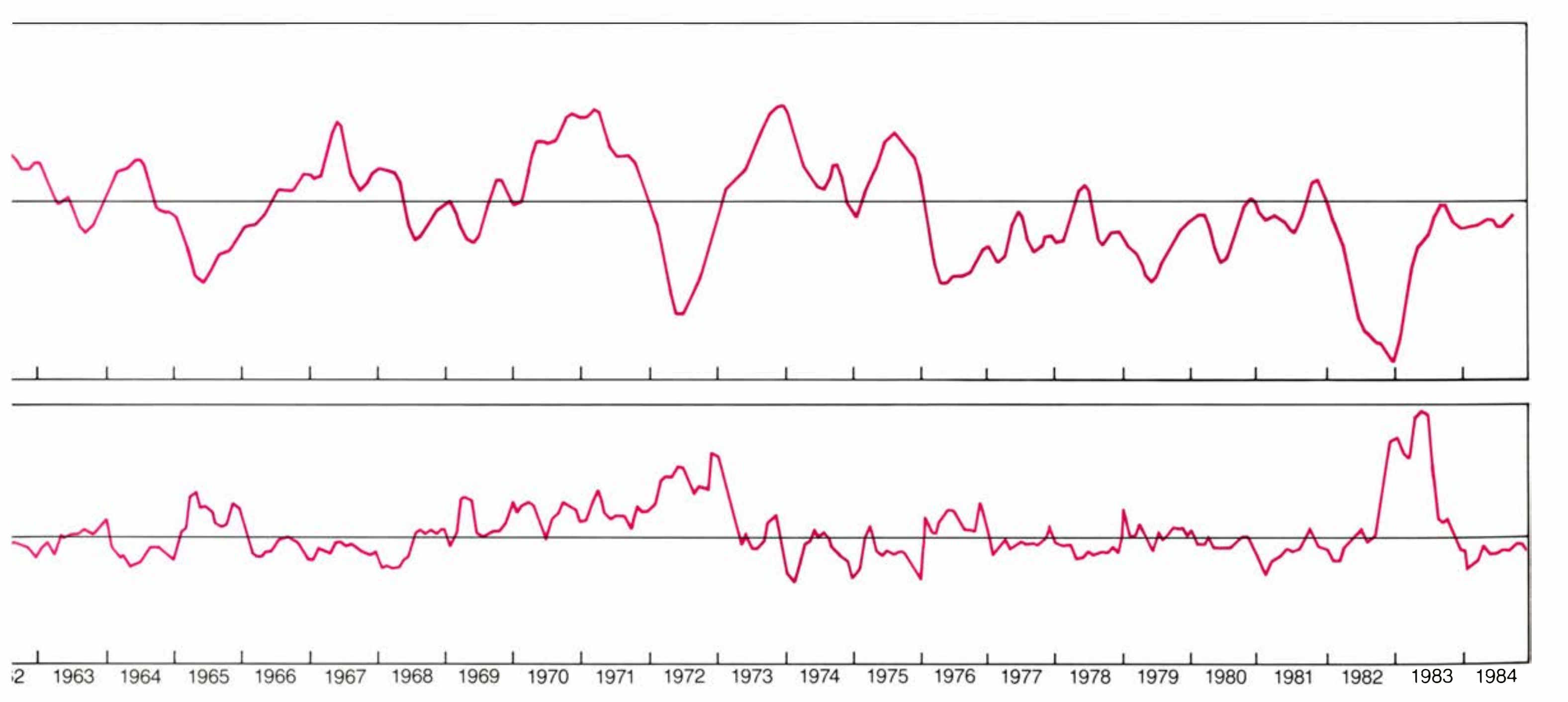
brusco descenso en el índice y el correspondiente colapso de los vientos alisios en el Pacífico occidental. El colapso comienza generalmente en octubre o aledaños. El agua caliente acumulada en el Pacífico occidental, que los vientos ya no retienen, fluye de vuelta hacia el Este, y el nivel del mar sube al este de la Línea Internacional de Cambio de Fecha (que, en la proximidad del Ecuador, sigue el meridiano 180°). La corriente adquiere forma de olas por debajo de la superficie, conocidas como ondas de Kelvin, que se propagan a lo largo del Ecuador, alcanzando las costas de América del Sur en dos o tres meses. Las ondas de Kelvin producen dos efectos: generan corrientes anómalas hacia el Este y deprimen la termoclina.

Ambos efectos tienden a calentar la superficie del mar, el primero aportando agua caliente del Oeste y el segundo impidiendo el afloramiento de agua fría procedente de la termoclina o subyacente a ésta. El afloramiento, que reviste mayor importancia, aparece muy destacado frente a Sudamérica, donde la termoclina suele ser poco profunda. La superficie del mar comienza a calentarse allí en diciembre o enero, cuando las primeras ondas de Kelvin llegan a la costa. En ese momento, no está todavía claro, en general, si el calentamiento forma parte del ciclo anual o si está comenzando un verdadero Niño.

A medida que este último se va desarrollando, los vientos alisios continúan debilitándose cerca de Indonesia, para acabar sustituidos por vientos superficiales del Oeste; las ondas de Kelvin intensificadas que desencadenan éstos deprimen todavía más la termoclina a la altura de América del Sur. Aunque los vientos alisios del Sudeste que barren la costa sudamericana no colapsan y, por tanto, continúan impulsando el afloramiento, el agua que aflora ya no es fría, sino caliente (pobre en nutrientes). En consecuencia, la corriente del Oeste frente a la parte ecuatorial de América del Sur no sólo queda debilitada por el impulso hacia el Este de las ondas de Kelvin, sino que, además, es mucho más caliente que antes. El calentamiento de la superficie del mar, por tanto, comienza a extenderse en dirección al Oeste a lo largo del Ecuador. En el Pacífico oriental y central, cuya superficie va enfriándose con el afloramiento impulsado por el viento, el calentamiento se intensifica cuando remite el afloramiento ante el debilitamiento manifiesto de los vientos alisios.

La circulación normal de vientos a lo largo del Ecuador puede invertir su curso durante un episodio de El Niño. Cuando los alisios del Este alcanzan el Ecuador, lo atraviesan y transportan aire progresivamente más cálido y húmedo hacia el sistema de bajas presiones situado sobre Indonesia. Allí convergen con los vientos superficiales del Oeste. El aire caliente asciende, la humedad se condensa y se producen copiosas precipitaciones. El aire, desprovisto de su humedad, avanza hacia el Este en la alta troposfera (a alturas de entre 9 y 12 kilómetros), se enfría y desciende luego sobre el Pacífico ecuatorial en sus regiones central y oriental, donde suele reinar un tiempo seco y soleado.

Según el modelo de Wyrtki, la dirección del flujo en esta celda de circulación se invierte durante El Niño por una interacción de realimentación positiva entre la atmósfera y la superficie del mar. Los vientos del Oeste que se desarrollan al este de Indonesia desencadenan ondas de Kelvin que calientan el Pacífico central; como el aire asciende cuando está sobre agua caliente, la superficie del mar, anormalmente caliente, impulsa la rama ascendente de la celda de circulación hacia el Este. Los vientos del Oeste vienen detrás, intensificando y desencadenando nuevas ondas de Kelvin. Finalmente, la rama ascendente se desvía hacia el Pacífico central y oriental, produciendo copiosas lluvias en esa región normalmente seca. (En el episodio extremado de El



mente. La gráfica de la temperatura en la superficie del mar en Puerto Chicama, Perú (7,7 grados Sur), muestra la desviación respecto a las temperaturas medias mensuales normales. Según un análisis de esas y otras variables, realizado por William H. Quinn, de la Universidad del estado de Oregón, se produjeron episodios intensos en 1957-58, 1972-73 y 1982-83. En 1953, 1956 y 1965-77 se produjeron otros moderados. Salvo El Niño de 1982, de comienzo tardío, el calentamiento anómalo de la superficie del mar frente al Perú ha tendido a producirse hacia marzo, una vez que el índice de Oscilación Meridional ha caído desde valores positivos y los alisios han amainado. Hacia finales de año, la superficie se enfría; se reanuda entonces el calentamiento, que alcanza su máximo a principios del siguiente año. Algunos episodios, tales como el de 1972-73, vinieron precedidos por una intensificación de los alisios; sin embargo, en 1974, la intensificación en cuestión no anunció ninguno, y, en 1982, el episodio comenzó sin que hubiera intensificación de los alisios. Los dibujos son de I. Worpole.

Niño de 1982-83, la región de aire ascendente se extendió hasta la costa de América del Sur.) El aire se mueve hacia el Oeste, y no hacia el Este, en la alta troposfera y desciende sobre Indonesia; y sobreviene entonces allí un tiempo seco, lo que no es habitual.

De junio a agosto, El Niño se debilita transitoriamente, y la superficie del mar ante la costa sudamericana se enfría dos o tres meses más tarde. Hacia el final de año, se produce otro calentamiento. Poco después, el índice de la Oscilación Meridional sube y los alisios del Este se refrescan. Llegado marzo o abril, unos 15 meses después del comienzo de El Niño, las condiciones reinantes en el Pacífico ecuatorial han retornado en su mayor parte a la situación normal.

Predicciones

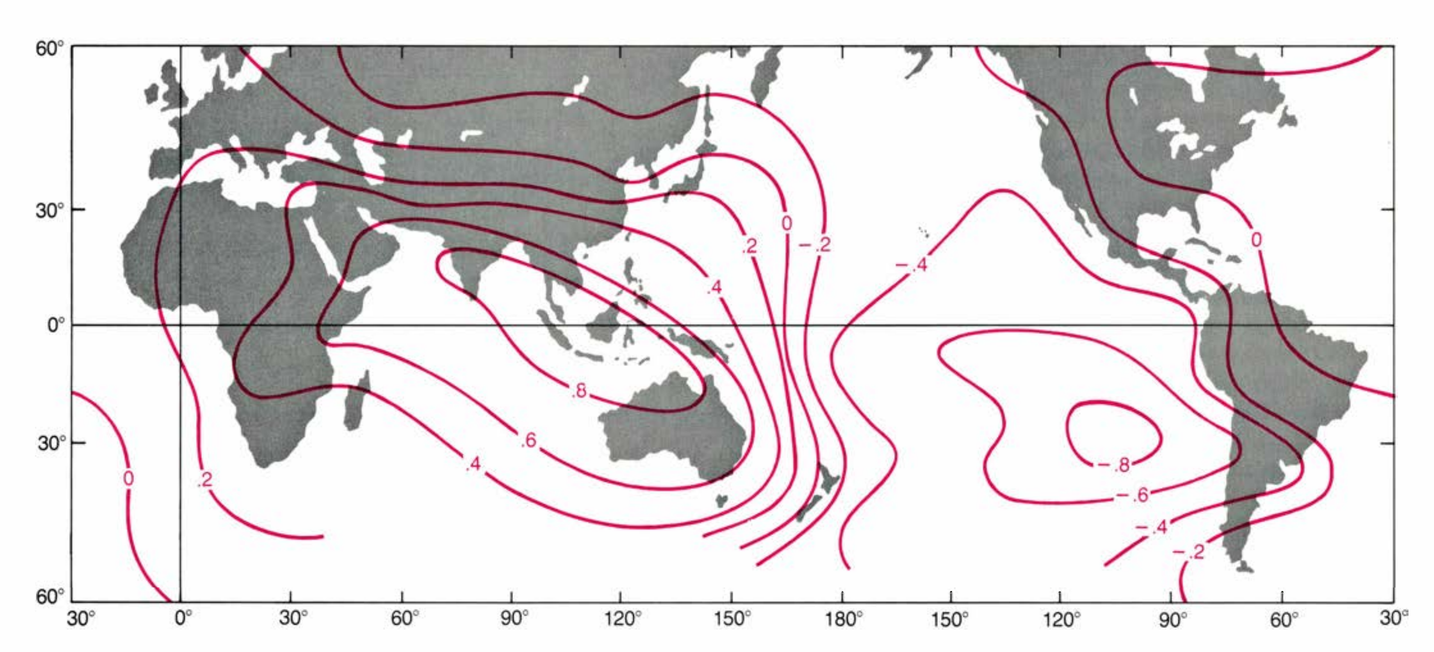
Todos los episodios de El Niño se han separado, en un aspecto u otro, de la secuencia típica. Los que recibieron una atención mas detenida parecían, al principio, presentar suficientes semejanzas y signos precursores para hacer previsibles futuros episodios. En particular, Wyrtki sugirió que el índice de Oscilación Meridional había de ascender y los alisios debían intensificarse, acumulando más agua en el Pacífico occidental, antes de que un colapso de los vientos pudiera desencadenar El Niño. El modelo de Wyrtki se basaba principalmente en el episodio de 1972-73, que satisfacía las condiciones especificadas.

La idea según la cual los alisios más fuertes de lo normal constituían una predicción fidedigna de El Niño se corroboró con el trabajo de Eugene M. Rasmusson y T. H. Carpenter, del Centro de Análisis Climático de la Administración Nacional Atmosférica y Oceánica (NOAA) de los Estados Unidos. Ellos prepararon mapas compuestos de anomalías para los seis Niños entre 1949 y 1973. Supusieron que, promediando observaciones para períodos comparables de episodios diferentes, las señales precursoras comunes destacarían con mayor nitidez por encima del ruido de fondo de las diferencias accidentales entre un suceso y otro. Los intensos vientos alisios en el Pacífico occidental durante los meses que preceden al Niño fueron uno de los rasgos precursores que con más claridad emergieron del análisis.

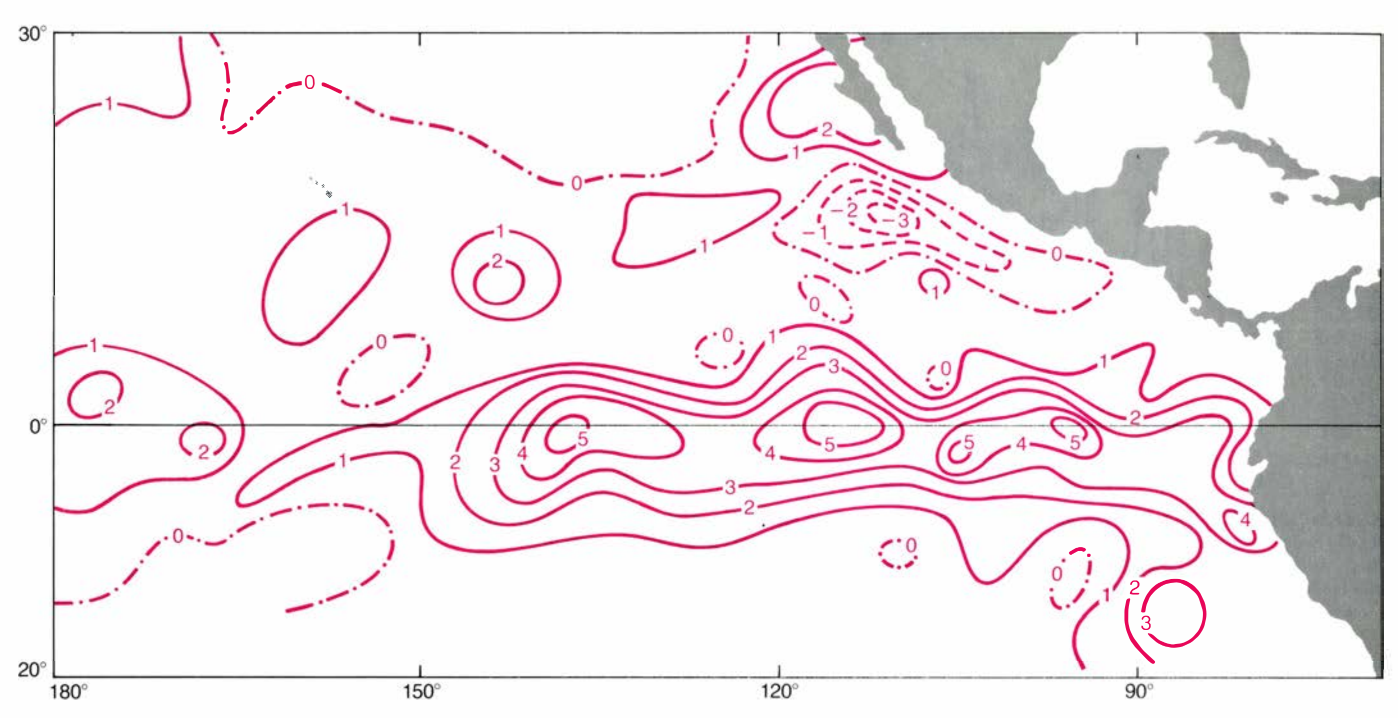
Ahora bien, antes incluso de que Rasmusson y Carpenter hubieran construido sus mapas compuestos, El Niño de 1976-77 (mejor dicho, la ausencia del correspondiente a 1975) había rebajado la intensificación de los alisios desde el grado de condición suficiente al de condición necesaria para El Niño. En 1974, el índice de Oscilación Meridional subió y los vientos alisios se reforzaron. Se esperaba, pues, el episodio de 1975, pero no se formó anomalía alguna. Antes bien, tras un descenso inicial, el índice volvió a subir. Descendió por último en 1976, y hubo un Niño moderado.

El siguiente Niño, en 1982-83, fue todavía más dañino para la reputación de precursores de los vientos alisios fuertes. Después de 1976, la termoclina permanecía deprimida frente a la costa sudamericana. Los nutrientes persistieron en un nivel de escasez cerca de la superficie del mar; la población de anchoas no pudo recuperarse. Al mismo tiempo, el índice de Oscilación Meridional permaneció en torno al valor normal. Dicho de otra manera, los vientos alisios no se intensificaron, lo que implicaba, según el modelo de Wyrtki, que no había que esperar ningún Niño. En consecuencia, todos los observadores quedaron sorprendidos cuando el índice empezó a caer en marzo de 1982. En junio había alcanzado el valor más bajo registrado y se iniciaba El Niño más importante al menos en un siglo. En la costa del Pacífico de ambos continentes americanos se desencadenaron inundaciones catastróficas, Australia sufrió una penosa sequía y la del Sahel, en Africa, se agravó en su pertinacia. Mientras tanto, sobre las islas de la Polinesia francesa, en la parte central del Pacífico sur, cayeron lluvias torrenciales como nunca se habían visto. Y si, en promedio, se abate sobre Polinesia un ciclón tropical cada tres años, en 1983 no menos de seis ciclones produjeron estragos en las islas entre febrero y mediados de abril.

El desastre de 1982-83 mostró que, además de ser una condición insuficiente para El Niño, los fuertes vientos alisios no constituyen ni siquiera una condición necesaria. Se ve hoy claro que los intentos de predecir el episodio apoyándose en señales precursoras fra-



3. INFLUENCIA ATMOSFERICA GLOBAL de la Oscilación Meridional. Dicha incidencia resulta evidente en este mapa que nos ilustra la correlación existente entre la presión atmosférica media anual en superficie en Yakarta (Indonesia) y la presión en otros lugares. Un valor de 1 o de −1 en una región dada representaría una correlación perfecta: la presión en esa región variaría siempre en la misma cuantía relativa que la presión en Yakarta. La presión cerca de Indonesia señala una fuerte correlación negativa con la presión en la vecindad de la isla de Pascua, que se encuentra en el otro extremo de la fluctuación.



4. CALENTAMIENTO DE LA SUPERFICIE DEL MAR durante un episodio de El Niño; la elevación térmica se concentra en la parte central y oriental del Pacífico ecuatorial. El mapa muestra las diferencias de temperatura de la superficie del mar (en grados Celsius) entre agosto de 1972 (año de Niño) y agosto de 1979 (año normal). Esta comparación ilustra la dificultad que encierra pretender establecer predicciones del tiempo atmosférico basándose en un episodio de esos. En las regiones donde se produjeron las máximas diferencias de temperatura, la lluvia fue escasa, tanto en el mes del episodio como en el mes sin él, mientras que los modelos predicen copiosas lluvias sobre un mar anormalmente caliente. La situación general fue también semejante en ambos meses.

casaron porque se basaban en un conjunto de datos que no representaban todos los posibles Niños. El episodio de 1982-83, de extraordinaria intensidad, puede haber tenido algún precedente; George Kiladis y Henry Diaz, del Instituto Cooperativo para la Investigación de Ciencias del Medio Ambiente, organismo mixto de la NOAA y la Universidad de Colorado, han recuperado datos con los que se muestra que El Niño de 1877-78 se asemejó mucho al de 1982-83. Desgraciadamente, los datos que se remontan a más de un siglo escasean y difícilmente se pueden incorporar en los mapas compuestos de anomalías o en otras estadísticas detalladas.

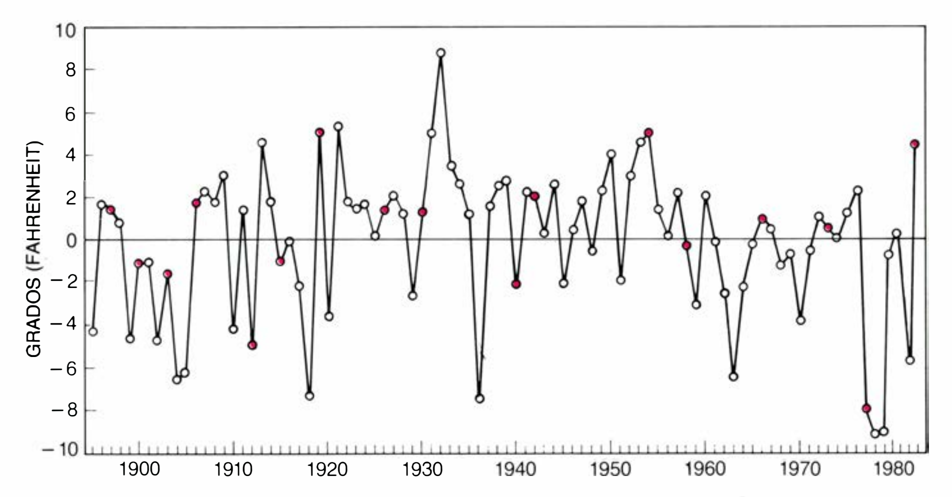
Naturaleza atípica

El fracaso en la predicción del episodio subraya nuestra ignorancia del proceso que desencadena la anomalía. Lo que se creyó un ciclo sencillo, que repetía en cada caso la misma secuencia de sucesos, resulta ser un fenómeno muy variable. El modelo de Wyrtki suponía que el sistema océano-atmósfera del Pacífico ocupaba uno de los dos únicos estados estables, el primero representado por El Niño y un bajo índice de Oscilación Meridional, y el segundo representado por un "anti-Niño" y un alto índice. Se creía que, una vez iniciado el episodio, una realimentación positiva entre atmósfera y océano reforzaba y prolongaba el ciclo; cerrado éste, el propio tipo de interacción aceleraba el retorno a las condiciones contrarias al Niño. Esa tajante distinción entre los dos estados se ha ido desdibujando en los últimos años a medida que, entre ambos, se ha ido descubriendo un espectro de estados. Por ejemplo, la sequía estival de la India y la lluvia por encima de lo considerado normal en el Pacífico central se reputaban señales de la aparición de El Niño, pero la grave sequía que en 1979 azotó la India y la imprevista, por lo extraordinaria, lluvia mensual de la isla de Cantón (2,8 grados Sur, 171,7 grados Oeste), en diciembre de 1977, se produjeron en años en que no hubo tal episodio.

Todo indica que la variabilidad del ciclo de El Niño ha quedado enmascarada por los propios métodos empleados en su estudio. Un grave defecto del que adolece la inmensa mayoría de las investigaciones ha sido el énfasis puesto en los episodios, entendidos como sucesos individuales o como sucesos complejos. Los intervalos de un Niño a otro, mucho más largos, se han dejado de lado. Y sin embargo, un modelo teórico que ligue una superficie del mar anormalmente caliente en el Pacífico ecuatorial con la falta del monzón en la India debería también explicar por qué no se producen las lluvias torrenciales cuando la temperatura de la superficie del mar se halla en valores normales o por debajo de los mismos. Los modelos actuales no lo hacen.

Los modelos se resienten de un segundo fallo: se fundan en valores medios mensuales o estacionales de las variables atmosféricas y oceánicas. Este enfoque enmascara las desviaciones a corto plazo de las condiciones normales: es decir, las situaciones meteorológicas que forman parte de los promedios. Según Roger B. Lukas y sus colegas, de la Universidad de Hawai en Manoa, el ciclo meteorológico de cinco a siete días, y no sólo el aspecto mensual, pueden ejercer un influjo importante en el desarrollo de El Niño.

De acuerdo con Lucas y su grupo, El Niño se desencadenaría por brotes de vientos del Oeste, de alrededor de una semana de duración, sobre una porción de algunos cientos de kilómetros en el Pacífico occidental. Sostienen que los vientos anómalos del Oeste se generan frecuentemente por ciclones tropicales. En los comienzos de la mayoría de los años con Niño, se forman ciclones en dos vaguadas de presión en superficie, una a cada lado del Ecuador, que pertenecen al gran sistema de bajas presiones de Indonesia. Como los vientos de un ciclón circulan en sentido contrario al de las agujas del reloj en el hemisferio Norte y en el mismo sentido que ellas en el Sur, los vientos del lado ecuatorial de las depresiones soplan siempre de Oeste a Este. Esos fuertes



5. TEMPERATURAS INVERNALES en Illinois. No revelan signo alguno de asociación con El Niño. Se ilustra la desviación de la temperatura media en un invierno con respecto a la temperatura media para una larga serie de inviernos. Los años de Niño (*puntos de color*) han coincidido con los inviernos fríos (1977) y con los templados (1983). La mayoría de los inviernos anormales se han producido en años sin episodio.

vientos desencadenan ondas de Kelvin que impulsan las aguas calientes hacia el Este, provocando su acumulación en el Pacífico central. Las ondas de Kelvin calientan también la costa de América del Sur al deprimir la termoclina.

Las vaguadas de presión y los ciclones que ellas engendran se sitúan sobre las regiones más cálidas de la superficie marina, porque el agua caliente reduce la presión atmosférica al calentar el aire y producir su dilatación. En virtud de lo anterior, las depresiones siguen al Sol, aunque ligeramente retrasadas, en las excursiones estacionales que las alejan del Ecuador. Desde junio hasta agosto, la vaguada del Pacífico sur desaparece; los ciclones generados por la vaguada del Pacífico norte están demasiado al norte del Ecuador para generar ondas de Kelvin, que son un fenómeno netamente ecuatorial. (La amplitud de una onda de Kelvin decrece rápidamente a medida que se aleja del Ecuador porque es inversamente proporcional a la fuerza de Coriolis, y ésta es un efecto de la rotación terrestre cuya intensidad crece con la distancia al Ecuador.) La ausencia de ondas de Kelvin que emanen del Pacífico occidental en verano se reflejará, meses más tarde, en el descenso de las temperaturas en la superficie del mar a lo largo de la costa de América del Sur.

A partir de septiembre, la vaguada del Pacífico norte sigue al Sol hacia el Sur. Al hacerlo, se mueve sobre la región de aguas calientes que ha quedado en el Pacífico central en virtud del anterior brote primaveral de ondas de Kelvin. La zona de aguas calientes intensifica la vaguada. Los ciclones tropicales se forman de nuevo y desencadenan ondas de Kelvin que impulsan las aguas calientes más hacia el Este. Estas aguas tienden a arrastrar consigo la vaguada y los ciclones que en ella se desarrollan. Durante El Niño, los ciclones se forman mucho más al Este que de ordinario. En noviembre de 1957 y 1982, por ejemplo, los ciclones se formaron en una región cerca de las islas de la Línea (a una longitud aproximada de 160 grados Oeste), una zona que normalmente se caracteriza por su absoluta inactividad.

De acuerdo con este guión, los ciclones tropicales resultan decisivos en la iniciación y en el mantenimiento de El Niño. Los vientos anómalos del Oeste que generan en el Pacífico occidental desencadenan la anomalía oceánica; no se requiere ninguna intensificación previa de los vientos alisios. Apenas iniciado, El Niño se amortigua con facilidad de no mediar el impulso sostenedor de vientos ulteriores del Oeste. A finales del verano del hemisferio Norte, cuando la vaguada en superficie se mueve de nuevo hacia el Ecuador, asistimos a un momento crucial en la evolución de El Niño. El agua caliente allí existente favorece la formación de ciclones; en caso de no desarrollarse ninguno, El Niño se extingue.

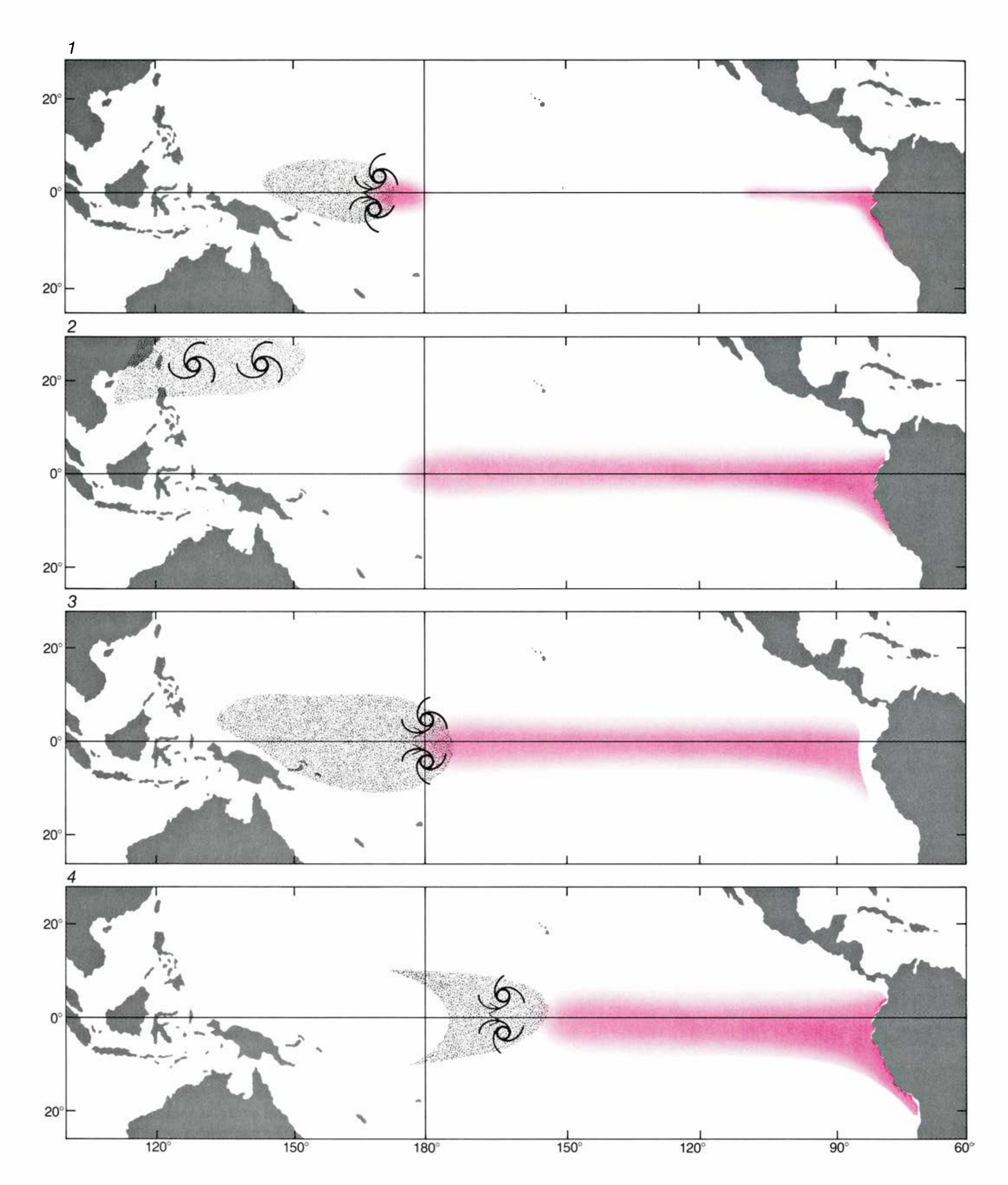
Si el esquema es correcto, la predicción del comienzo, la intensidad y la duración del episodio se convierte en otro problema: pronosticar la formación de ciclones tropicales. En otras palabras, se convierte en algo tan difícil como predecir el tiempo. Una vaguada en superficie sobre el océano constituye, casi siempre, una condición necesaria para la ciclogénesis tropical; pero no es, en manera alguna, condición suficiente. Si lo fuera, se formarían alrededor del mundo unos 5000 ciclones tropicales por año, en lugar del promedio observado que se cifra en 80. Las interacciones de circulación necesarias para desencadenar un ciclón tropical son raras y poco conocidas, y las interacciones que desencadenan ciclones en el sitio y tiempo convenientes para mantener o provocar El Niño son todavía más raras. No dependen del propio episodio. Por ejemplo, puede haber, entre ellas, interacciones de vientos tropicales con sistemas meteorológicos de latitudes medias, cuya predicción, como se recordará, fue una de las primeras y principales razones para estudiar el fenómeno.

Efectos en latitudes medias

Sea o no posible predecir el comienzo de El Niño, cabría aún la esperanza de aventurar sus efectos fuera de los Trópicos, una vez comenzado. Una manera de predecir tales efectos es recurrir a las leyes de la física atmosférica, usando ordenadores de alta velocidad para resolver numéricamente las ecuaciones que rigen sus movimientos. Muchos investigadores han formulado modelos numéricos para simular el impacto sobre la atmósfera provocado por los vientos del Oeste anómalos y un prolongado calentamiento de la superficie del mar en el Pacífico ecuatorial.

Todos los modelos predicen que las lluvias torrenciales del Pacífico central y oriental calentarán la alta troposfera. (Cuando el vapor de agua se condensa para formar lluvia, libera el calor latente que ganó al evaporarse de la superficie del mar.) La energía agregada a la alta troposfera en el Ecuador se transporta a latitudes más altas mediante una intensificación de la llamada circulación de Hadley, en la cual el aire avanza del Ecuador a los polos en altura y retorna al Ecuador en superficie. La circulación de Hadley, a su vez, transfiere energía a las corrientes en chorro del Oeste que impulsan los grandes sistemas depresionarios en latitudes medias.

John M. Wallace y John D. Horel, de la Universidad de Washington, han sugerido que los efectos sobre el tiempo que se registre en América del Norte serían más pronunciados en el invierno subsiguiente al comienzo de un episodio. Desafortunadamente, no se ha detectado todavía un cuadro coherente. Según Thomas R. Karl, del Centro Nacional de Datos Climáticos de los EE.UU., el episodio moderado de 1976-77 coincidió con un invierno anormalmente frío en Norteamérica; en cambio, el de 1982-83, muy intenso,



6. CICLONES TROPICALES; pueden desencadenar y afianzar el desenvolvimiento de un episodio de El Niño al generar brotes de vientos del Oeste de semanas de duración a lo largo del Ecuador. De enero a mayo, en los años de episodio (*1*), los ciclones se forman a ambos lados del Ecuador en las vaguadas de presión (*zona sombreada*) pertenecientes al gran sistema indonesio de bajas presiones. Los vientos del Oeste de los ciclones impulsan ondas de Kelvin subsuperficiales que atraviesan el Pacífico. Las ondas de Kelvin empujan el agua caliente hacia el Pacífico central y hunden la termoclina frente a América del Sur, con lo que la superficie del agua se calienta en ambas regiones (*en color*). De junio a agoŝto (*2*), a medida que se extiende el calentamiento, desaparece la vaguada en el Pacífico sur; la del Pacífico norte y sus ciclones, que siguen al Sol, están demasiado al norte para generar ondas de Kelvin cerca del Ecuador. De aquí que la superficie del mar ante las costas sudamericanas se enfríe desde septiembre hasta noviembre (*3*). Para entonces, la vaguada septentrional se ha vuelto a acercar al Ecuador y quizá situado encima e intensificado por la zona de aguas calientes que quedaba de la primavera. Si, pese a ello, no origina ciclones, El Niño se extingue. Si se forman nuevos ciclones, nuevos brotes de ondas de Kelvin impulsan las aguas calientes más hacia el Este, y éstas, a su vez, arrastran con ellas a la vaguada (*4*). Cuando las ondas de Kelvin inciden sobre Sudamerica, de diciembre a febrero, la superficie del mar se calienta allí.

coincidió con un invierno anormalmente templado. Otros cuatro inviernos (de 1975 a 1982), asimismo anormales, no tuvieron correspondencia con el fenómeno que nos ocupa.

Una ojeada a los registros de la temperatura del aire en Illinois durante los inviernos de 1894 a 1983 aviva aún más nuestro pesimismo. Hubo 17 episodios moderados o intensos durante ese período; en diez ocasiones, el invierno de Illinois fue algo más templado de lo normal; en siete, más frío. De los 90 inviernos, siete se desviaron bastante de los rigores habituales, pero sólo uno de ellos (1976-77) coincidió con un Niño. Un análisis estadístico realizado por Tim P. Barnett, de la Institución Scripps de Oceanografía, ha confirmado que la temperatura en la superficie del Pacífico no sirve para predecir la temperatura del aire, en invierno, sobre la parte central de los Estados Unidos. La correlación con la temperatura del aire en las costas del sur de California y del golfo de México es más representativa, según Barnett; pero, incluso en esas regiones, los efectos de un Pacífico caliente interaccionan con las condiciones locales de una forma todavía imprevisible. El invierno de 1972-73, en que hubo Niño, fue excepcionalmente lluvioso en el sur de California; los meterológos, que esperaban lo mismo en 1976-77, quedaron desconcertados ante una sequía histórica.

Perspectivas

No trato de quitar la esperanza de que, algún día, El Niño sirva de referencia para acometer predicciones estacionales del tiempo. Continúa la búsqueda de sus precursores y sus consecuencias. Uno de esos esfuerzos empeñados se está ayudando extensamente de un nuevo conjunto de datos sobre océano y atmósfera, compilado por iniciativa de Joseph O. Fletcher, de la NOAA, que incorpora más de 70 millones de observaciones meteorológicas realizadas por buques en el mar, entre 1854 y 1979.

Algunos investigadores abordan el pronóstico del episodio dejando de lado las señales precursoras en datos estadísticos para centrarse en la elaboración de modelos numéricos que intenten reproducir la evolución física del sistema océano tropical-atmósfera. Fundado en tal modelo conjunto, Mark A. Cane, Stephen E. Zebiak y Sean C. Dolan, del Observatorio Geológico Lamont-Doherty de la Universidad de Columbia, han predicho que esta primavera comenzaría un Niño moderado que alcanzará su máximo hacia finales de año. La idea central que subyace al modelo es que, durante un episodio, el agua caliente avanza no sólo de Oeste a Este a lo largo del Ecuador, sino también hacia el Norte y el Sur, alejándose de aquél. Por tanto, un Niño sólo puede producirse de nuevo cuando el depósito ecuatorial de calor se ha rellenado por entrada de agua caliente procedente de latitudes más altas. Según este modelo, la cantidad de calor almacenada en la parte superior del océano ecuatorial, que se mide por la profundidad de la termoclina, constituye un indicador clave de la probabilidad de que se produzca un episodio.

Ante la escasez de datos relativos a la profundidad de la termoclina en el Pacífico ecuatorial, el modelo de Lamont-Doherty los deduce de medidas de viento; constituyen los únicos datos entrada. Pronostica, entonces, la evolución de los vientos, la profundidad de la termoclina, las corrientes oceánicas y las temperaturas en la superficie del mar, tomando en consideración las realimentaciones entre todas esas variables. Cane y sus colaboradores han sometido a prueba la solidez del modelo haciendo pronósticos retrospectivos para 12 de los últimos 15 años. (Los tres años en los cuales había episodios en progreso se excluyeron.) Han llegado a la conclusión siguiente: en nueve de los doce años, las predicciones sobre si se produciría o no un episodio fueron correctas; en los otros tres años, las predicciones resultaron ambiguas. Para el próximo otoño se habrá puesto a prueba la primera predicción del modelo en tiempo real. Importa señalar, sin embargo, que el modelo no pretende pronosticar los efectos de un episodio sobre el tiempo en las regiones de latitudes medias.

¿Se convertirá El Niño en guía útil para los pronósticos estacionales del tiempo? La pregunta sigue abierta. Sin embargo, su impacto en meteorología, ya que no sobre el tiempo, ha sido decididamente favorable. Urgidos por la demanda pública de predicciones, los investigadores se han visto en la situación infrecuente, aunque saludable, de tener que someter a prueba sus hipótesis casi inmediatamente. Cuando las predicciones fallan, como ha ocurrido invariablemente en este caso, las hipótesis se han de modificar antes de lo que se haría en otras circunstacias, y el trabajo progresa a paso más rápido. Si las predicciones diarias del tiempo se incorporaran en la investigación meteorológica, ambas disciplinas, predicción e investigación, saldrían ganando.

El corazón, bomba de succión

Un modelo reciente sugiere que parte de la energía de cada contracción se almacena en el músculo cardiaco e impulsa una fuerza de succión que ayuda al llenado. El movimiento del corazón entero aumenta ese efecto

Thomas F. Robinson, Stephen M. Factor y Edmund H. Sonnenblick

En las primeras ametralladoras, tras cada disparo había que introducir manualmente un nuevo cartucho para que lo accionara el mecanismo percutor. De forma similar, según el modelo de corazón humano aceptado actualmente, después de cada contracción el órgano permanece pasivo, llenándose de sangre gracias a la presión de las venas. Proponemos un nuevo modelo de la función cardiaca, análogo a las armas automáticas modernas: la fuerza generada por el disparo de un cartucho aporta la energía necesaria para cargar el siguiente. En nuestro modelo, parte de la energía de cada sístole (contracción del músculo cardiaco) se almacena en el corazón y activa la siguiente diástole, la expansión.

El corazón humano posee cuatro cámaras, las aurículas izquierda y derecha y los ventrículos izquierdo y derecho [*véase la figura 2*]. La aurícula derecha recoge la sangre que retorna del cuerpo y, la izquierda, la que vuelve de los pulmones. Durante la diástole se abren las válvulas unidireccionales que separan las aurículas de los ventrículos, vertiéndose la sangre en éstos. Inmediatamente, durante la sístole, los ventrículos se contraen, se cierran las válvulas de las aurículas y sale la sangre por otras válvulas unidireccionales hacia los pulmones (en el caso del ventrículo derecho) o al circuito sistémico (en el caso del ventrículo izquierdo).

El modelo de función cardiaca aceptado hoy mayoritariamente deriva, en esencia, de los trabajos realizados a finales del siglo pasado por Otto Frank, en Alemania, y más tarde por Ernest H. Starling, en Inglaterra. Sostiene la ley de Frank-Starling que la energía impelida a la sangre por la contracción del ventrículo, independientemente de cualquier control nervioso u hormonal, es proporcional a la longitud que alcanzan las fibras musculares ventriculares al final de la diástole anterior. Concluida la contracción sistólica, el llenado diastólico posterior constituye una función pasiva de la presión venosa, que estira el músculo relajado de la pared ventricular. Por tanto, de acuerdo con esa ley, la energía gastada en la contracción no desempeña un papel esencial en el llenado diastólico de los ventrículos.

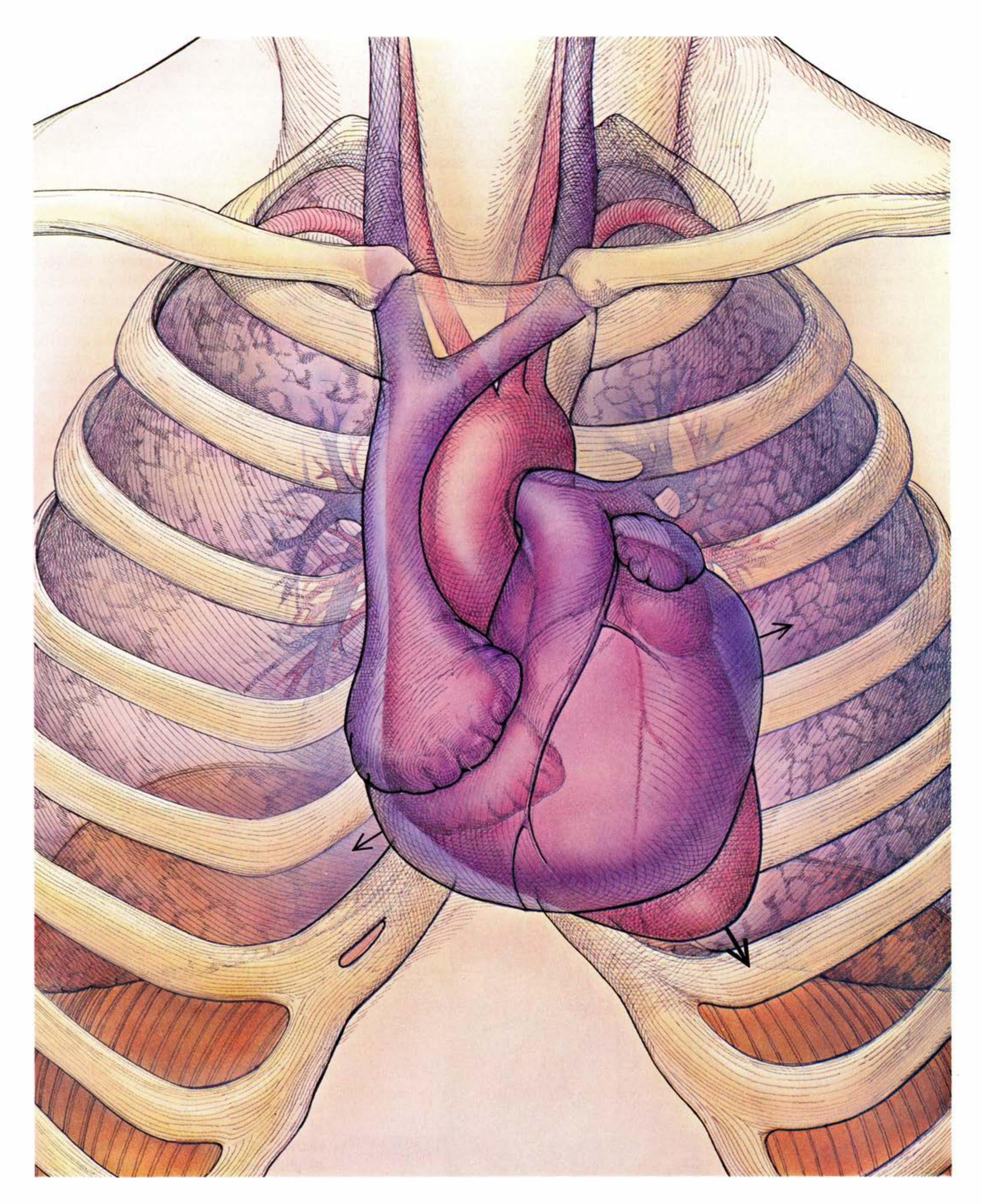
La ley de Frank-Starling ha presidido los razonamientos de la mayoría de cardiólogos e investigadores cardiovasculares. Sin embargo, presenta numerosas limitaciones, algunas de las cuales derivan, al menos en parte, de las técnicas experimentales que fundaron la construcción de la ley. Por ejemplo, resulta más adecuada en la descripción del corazón deprimido, cuyo gasto cardiaco es bastante bajo y las presiones de llenado venoso elevadas. Ello es así, en parte, porque las formulaciones originales de la ley se basaron en datos obtenidos en corazones extirpados de animales, cuya función cardiaca se presenta anormalmente deprimida.

Otra limitación: el mecanismo de llenado del corazón en el modelo de Frank-Starling es relativamente estático; no refleja la interacción dinámica entre la sístole y la diástole. También aquí recae en parte la culpa sobre los experimentos originales: las técnicas de la época sólo permitían medir presiones estáticas y flujos sanguíneos promedio. Además, los corazones, una vez extirpados, se sujetaban en posición fija, por lo que no podían ejecutar los movimientos que caracterizan al corazón normal en el cuerpo. En los últimos años se ha logrado efectuar mediciones dinámicas e instantáneas precisas del flujo sanguíneo y de los movimientos del corazón en organismos vivos.

En nuestro modelo, la relación dinámica entre la sístole y la diástole resulta crítica para el correcto funcionamiento del corazón; la contracción sistólica proporciona gran parte de la energía que impulsa el proceso de la expansión diastólica. Esa energía se almacena y puede recuperarse de dos maneras distintas. Una es por el movimiento global del corazón. Cuando el corazón se contrae, impele la sangre hacia arriba, con lo que, de acuerdo con la ley de acción y reacción de Newton, se impulsa a sí mismo hacia abajo respecto del cuerpo. Tal retroceso estira los grandes vasos elásticos y el tejido conjuntivo que mantiene el corazón en su lugar. Cuando el órgano se relaja, sale catapultado hacia arriba, en contra del flujo de sangre que le entra; ello aumenta la velocidad de la sangre con respecto al corazón y ayuda a impulsar el proceso de llenado.

El otro tipo de almacenamiento de la energía de la sístole se fundamenta en la deformación del corazón. Proponemos que la contracción sistólica comprime de tal manera los elementos elásticos del corazón y sus fibras musculares que, incluso sin el llenado externo, la tendencia natural de los ventrículos es la expansión; crea ésta una presión negativa, o succión, que arrastra la sangre desde las aurículas hacia los ventrículos. El modelo de Frank-Starling contempla el corazón como una bomba de presión estática. En este nuevo modelo, el órgano, que se mueve dentro del tórax y se expande de forma natural después de la sístole, actúa como una bomba de succión dinámica.

Nuestro propósito fundamental es dar respuesta a tres aspectos poco convincentes de la ley de Frank-Starling. Primero, de la ley se deduce que el gasto cardiaco está determinado únicamente por la presión de llenado venoso del lado derecho del corazón, pues toda la sangre que llega al lado izquierdo debe primero haber sido impulsada a través de los pulmones por el lado derecho, y el volumen final (y por



1. ACCION DE LA BOMBA CARDIACA desarrollada en dos fases: la sístole (*sombreado rojo*), en la que se contrae el corazón y se envía la sangre al cuerpo y a los pulmones, y la diástole (*sombreado azul*), en la que el corazón se relaja y los ventrículos (las cámaras impulsoras del corazón) se llenan de sangre. En el modelo tradicional de la acción cardiaca, el corazón en diástole constituye un órgano pasivo: su llenado depende totalmente de la presión de las venas que desembocan en él. En el modelo propuesto por los autores, el corazón se expande activamente durante la diástole (*flechas pequeñas*), generando una succión que favorece el arrastre de la sangre hacia los ventrículos. El movimiento global del corazón también contribuye al llenado diastólico. Cuando el corazón se contrae, se desplaza por propulsión a chorro hacia abajo (*flecha grande*): retrocede debido a que la sangre impulsada desde el corazón se desplaza hacia arriba, hacia la cabeza. El movimiento descendente del corazón estira los tejidos elásticos que lo mantienen en su lugar, de forma que, durante la diástole, se dispara nuevamente hacia arriba, oponiéndose a la sangre que le entra. La elevada velocidad relativa de la sangre respecto del corazón acelera el llenado del órgano.

tanto la longitud de las fibras musculares) del ventrículo depende en su totalidad, en el modelo de Frank-Starling, de la presión de llenado. Sin embargo, lo cierto es que, en los individuos sanos, la presión auricular derecha es muy baja, del orden de unos pocos milímetros de mercurio. Resulta difícil explicarse que los pequeños cambios que pueda registrar esa presión, baja de por sí, controlen el llenado del corazón entero, especialmente cuando las variaciones de la postura corporal y de la respiración provocan fluctuaciones mucho mayores de la presión.

Nuestra segunda objeción a la ley de Frank-Starling se basa en una observación simple: son patentes los movimientos del corazón durante la sístole y la diástole, reflejo de la aceleración de los volúmenes de sangre. Durante la aceleración sistólica de la sangre hacia la cabeza, el corazón se aleja de ésta, de acuerdo con la ley de conservación de la cantidad de movimiento. En la diástole posterior, el corazón retorna en dirección a la cabeza y los ventrículos toman la sangre que se ha introducido en las aurículas. Tales acontecimientos, no cabe duda, responden a fenómenos de inercia y retrocesos elásticos, no a presiones estáticas de llenado.

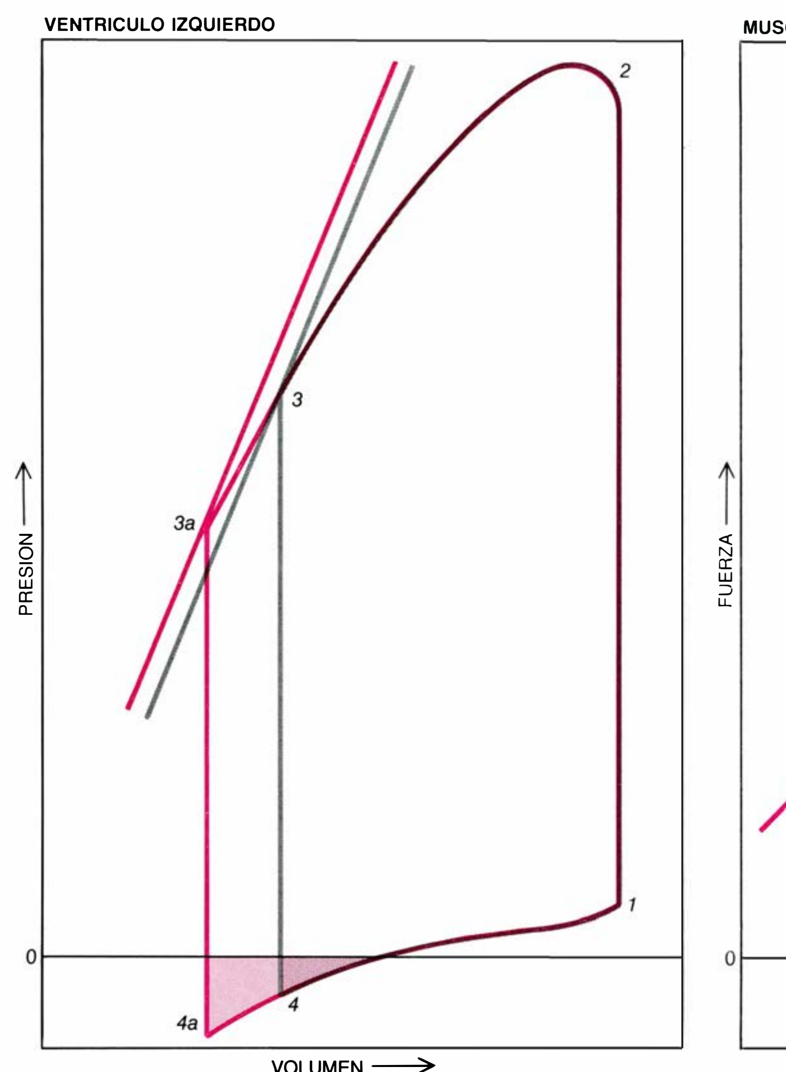
Nuestra tercera objeción deriva de una observación distinta. Los corazones de mamífero persisten en su vaciado y llenado aun después de extirparlos y colocarlos en un recipiente con una solución tamponada; en esas condiciones, las presiones externas de llenado diastólico no pueden registrar variación alguna. Lo cual sugiere que la longitud que alcanzan las fibras musculares cardiacas no viene determinada sólo por la presión de llenado diastólico, y ésta no puede, por tanto, explicar totalmente el gasto del corazón. Sin duda intervienen también otros mecanismos de llenado ventricular, por ejemplo la succión.

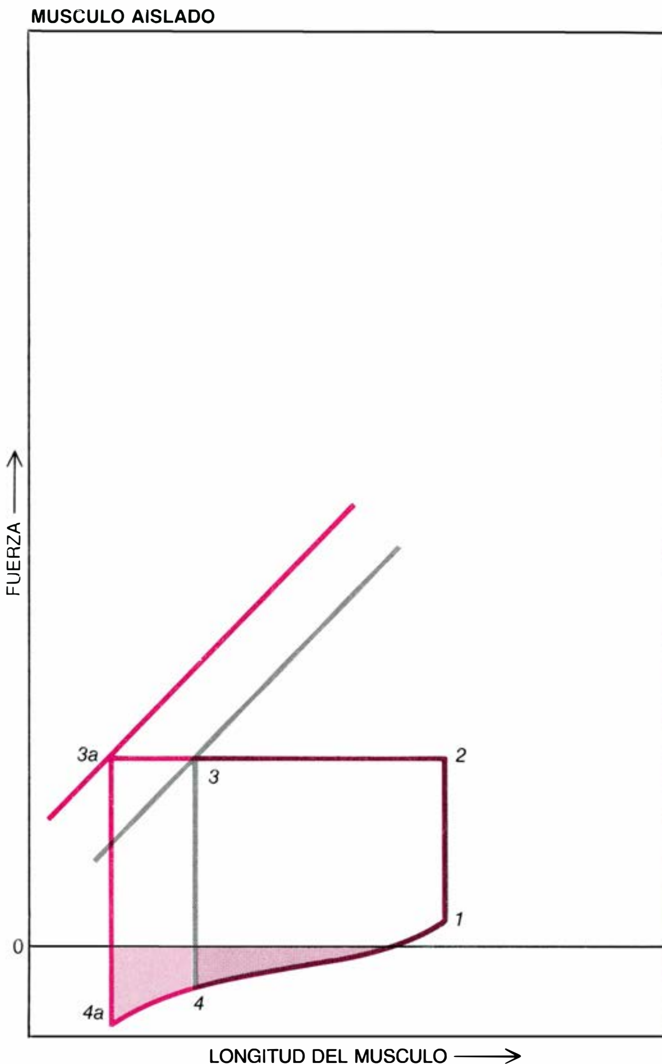
2. CORAZON HUMANO. Posee cuatro cámaras; la aurícula derecha recoge la sangre desoxigenada procedente del circuito sistémico y recogida por las venas cavas y la pasa, a través de una válvula unidireccional, al ventrículo derecho, que la impulsa a los pulmones por otra válvula unidireccional y por la arteria pulmonar. La sangre oxigenada que vuelve de los pulmones se recoge en la aurícula izquierda, pasando al ventrículo izquierdo. Este impulsa nuevamente la sangre oxigenada hacia el circuito sistémico por la aorta.

Se apoya esta conclusión en dos experimentos, uno realizado con el ventrículo izquierdo y el otro con un segmento aislado de músculo cardiaco. En ensayos realizados por Edward L. Yellin, de la Facultad de Medicina Albert Einstein de la Universidad Yeshiva, y por otros autores, se obturaba la válvula mitral, que separa la aurícula izquierda del ventrículo izquierdo, para impedir el llenado del ventrículo. En esas circunstancias, la presión del ventrículo desciende por debajo de cero después de la contracción sistólica, desarrollándose una presión negativa de llenado. La magnitud de esa presión depende del grado en que se vacíe el ventrículo durante la contracción sistólica. Ello es así porque el ventrículo izquierdo presenta cierto volumen de equilibrio, en el cual la presión de llenado es nula: debe ejercerse una presión externa positiva para aumentar el volumen ventricular y una presión externa negativa para reducirlo. En la sístole, el ventrículo se contrae hasta que su volumen es menor que el de equilibrio. Toda succión diastólica debe, por consiguiente, depender de la intensidad de los acontecimientos sistólicos precedentes: de alguna manera, durante la contracción se almacena la energía del retroceso elástico que luego, durante la diástole, provoca una succión.

El volumen de equilibrio típico de un corazón de perro grande, por ejemplo, oscila entre 15 y 30 centímetros cúbicos. El volumen que alcanza al final de la diástole suele situarse entre 40 y 50 centímetros cúbicos. Si se expulsara aproximadamente un 60 por ciento de la sangre del ventrículo, el volumen ventricular al final de la sístole sería de entre 16 y 20 centímetros cúbicos. El ventrículo, por tanto, tendería a expandirse, generando una presión negativa, o succión, durante la fase inicial de la diástole. En cualquier corazón, cuanto menor es el tamaño del órgano al final de la sístole, mayor es la succión [*véase la figura 3*].

(Merece resaltarse que, en el estado denominado de insuficiencia cardiaca, el ventrículo no se contrae completamente en la sístole, y el volumen que alcanza en la diástole aumenta. Por consiguiente, no se almacena durante la sístole la energía elástica normal, que tampoco podrá liberarse en el retroceso diastólico; en esas circunstancias, el llenado del ventrículo depende del aumento de la presión venosa. La ley de Frank-Starling sí resulta aplicable, por tanto, al corazón insuficiente,





3. ANALOGIA entre la función del conjunto del corazón y el comportamiento de un único músculo; prueba que todos los músculos colaboran en la succión que contribuye al llenado. La gráfica de la izquierda representa la función del ventrículo izquierdo en reposo (*gris*) y durante el ejercicio (*color*). Antes de la sístole (*1*) la presión del ventrículo, que se acaba de expandir, es baja, y su volumen elevado. Se contrae seguidamente el ventrículo, con lo que aumenta la presión hasta que la válvula que comunica con la aorta se abre (*2*); durante ese período el volumen permanece constante, puesto que la sangre contenida en la cámara es un líquido incompresible. A medida que discurre la sangre hacia la aorta disminuyen la presión y el volumen ventriculares hasta que el ventrículo ha expulsado unas dos terceras partes de la sangre que contenía (*3*). Se cierra entonces la válvula de la aorta y se expanden las paredes musculares. Al cerrarse las válvulas de la aurícula y de la aorta, la presión del ventrículo desciende rápidamente (*4*) hasta hacerse negativa (*sombreado*), lo que genera una succión que aspira la sangre de la aurícula y, a su vez, incrementa el volumen ventricular. Durante el ejercicio el vaciado del corazón es más intenso; su volumen final es más pequeño (*3a*). Ello genera mayor succión cuando las válvulas están cerradas y se expanden las paredes del ventrículo (*4a*). La gráfica de la derecha representa el comportamiento de un músculo aislado que sostiene un peso; la longitud del músculo y la fuerza que produce son análogas al volumen y a la presión que registra el ventrículo. En un principio, el músculo está relajado y extendido (*1*). Cuando se excita, empieza a generar una fuerza, pero su longitud no varía hasta que la fuerza es igual al peso de la carga que soporta (*2*). Llegados a ese punto, la célula se acorta y produce una fuerza constante. Si se retira el peso, la fuerza disminuye rápidamente y sobrepasa el punto de fuerza (*4*), que viene a representar la tendencia del músculo a recuperarse después de una contracción. Cuando el músculo está "potenciado" (como ocurre durante el ejercicio) se contrae más intensamente (*3a*), su tendencia a recuperarse es más acusada (*4a*).

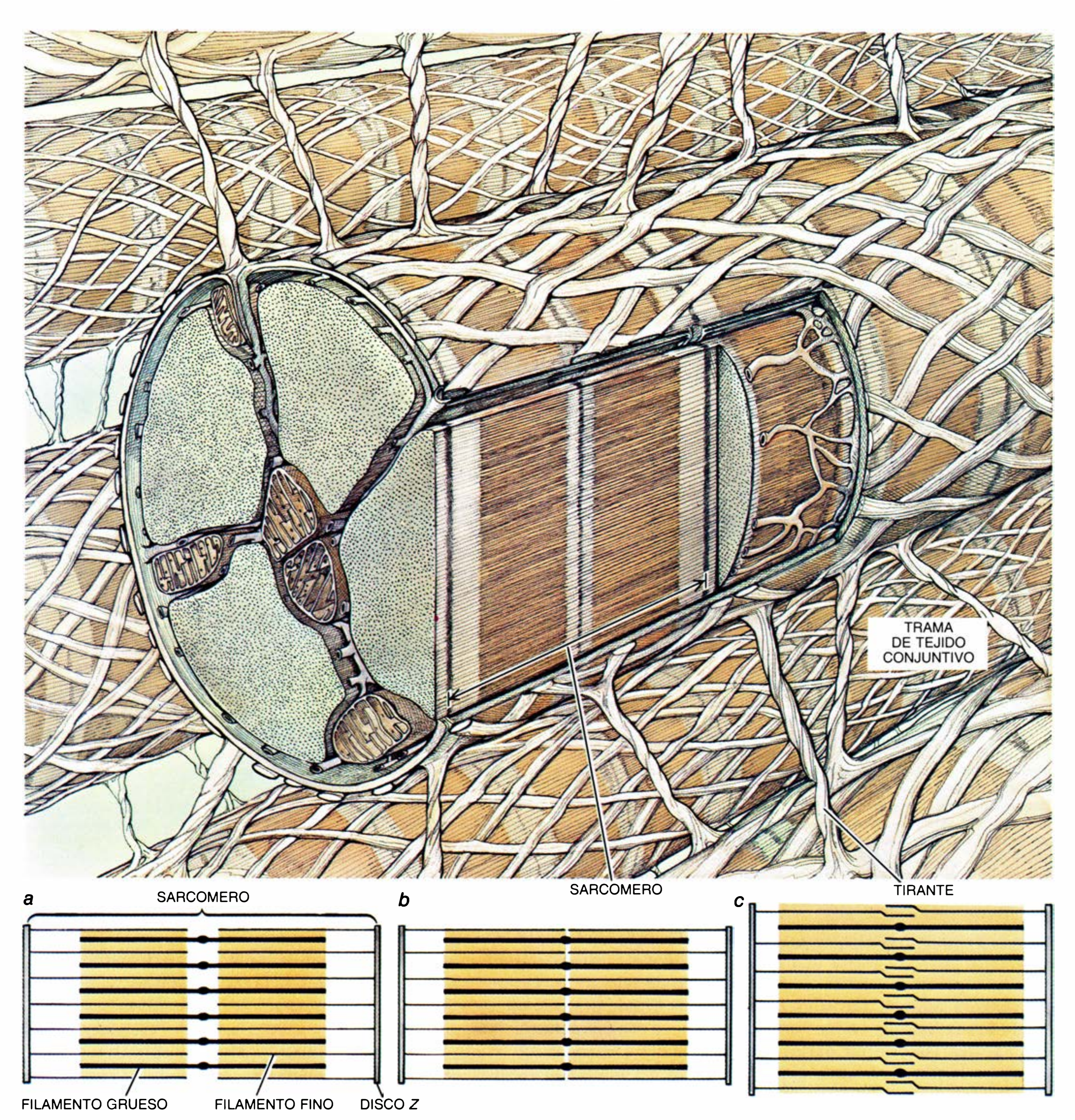
pues el retroceso elástico es escaso o nulo, pero presenta graves deficiencias cuando se pretende explicar la función del corazón normal. La validez de la ley de Frank-Starling en los corazones insuficientes justifica en parte el que apenas la hayan modificado los médicos o investigadores.)

Esa fuerza restauradora observada en el conjunto del ventrículo izquierdo también la exhiben los segmentos aislados de músculo cardiaco, que espontáneamente adoptan la longitud de reposo "normal" después de toda contracción. Igual que el ventrículo izquierdo posee un volumen de equilibrio, también los segmentos lineales de músculo cardiaco presentan una longitud de equilibrio. Cuando se sumerge una tira de músculo en un baño de órganos con una solución tamponada y se somete a estiramiento, como si se tratara de una goma elástica, existe una longitud para la cual la tensión de reposo del segmento muscular viene a ser nula; si se estira más el segmento, la tensión de reposo aumenta exponencialmente. De aplicarse excitación a un músculo estirado hasta aproximadamente un 20 por ciento más de su longitud de equilibrio, genera una fuerza superior al doble de la que ejerce una fibra muscular que se excite en su longitud de equilibrio. A longitudes inferiores a la de equilibrio, el músculo permanece laxo cuando no se excita y, si se excita, antes de desarrollar fuerza alguna debe primero acortarse. Cuando se relaja, nuevamente se vuelve laxo: el retroceso vuelve a estirar el músculo.

¿Cómo se generan en el corazón y en el músculo cardiaco esos retrocesos elásticos y succiones? Hemos encontrado factores que contribuyen a esas fuerzas en todos los niveles de la estructura del corazón, desde la anatomía macroscópica hasta la estructura mi-

croscópica del interior de las células musculares.

Una célula del músculo cardiaco, como cualquier célula de músculo esquelético, consta de una serie periódica de estructuras casi cilíndricas, denominadas sarcómeros, que se sitúan de una punta a otra a lo largo de la célula muscular [*véase la figura 4*]. Cada sarcómero está limitado por dos estructuras proteicas llamadas discos *Z*, situadas perpendicularmente al eje mayor de la célula. De cada disco *Z* se extienden hacia ambos extremos de la célula gran número de tenues filamentos de la proteína actina. La mitad de esos filamentos penetran en los sarcómeros limitados por el disco *Z*. Los filamentos que se proyectan desde uno de los discos *Z* que delimita un sarcómero no suelen prolongarse lo suficiente para tocar o solaparse con los que surgen del disco *Z* del otro extremo.



4. CELULA MUSCULAR CARDIACA (*arriba*). Consta, en esencia, de una serie de fibras, cada una de ellas constituida por muchos sarcómeros, situadas una a continuación de la otra. Cada sarcómero (*abajo*, a) está limitado en ambos extremos por los llamados discos Z. Desde cada disco Z se proyectan hacia el centro del sarcómero unos tenues filamentos constituidos por la proteína actina. Esos filamentos se solapan con otros más gruesos, de la proteína miosina, que no llegan a extenderse hasta los discos Z. Se contrae el músculo (*b*) cuando los filamentos finos avanzan a lo largo de los filamentos gruesos hacia el centro del sarcómero, lo que acerca entre sí los discos Z. Cuando el músculo está totalmente contraído (*c*), los filamentos finos de los extremos opuestos del sarcómero se solapan mutuamente en el entramado de los gruesos. Ello aumenta el diámetro de la célula y quizás extienda los discos Z y otros elementos laterales del esqueleto celular (no representados aquí); ese estiramiento de los elementos citoesqueléticos quizás aporte una fuerza restauradora que alargue la célula contraída por reducción de su perímetro. Las células musculares están envueltas en un tejido conjuntivo dispuesto de forma entrelazada; el corazón humano posee otros filamentos de tejido conjuntivo, los tirantes, trenzados cual si fueran cuerdas, que unen las células musculares entre sí. (Dibujos de Carol Donner e Ilil Arbel.)

Interdigitados con los filamentos finos aparecen una serie de filamentos gruesos constituidos fundamentalmente por la proteína miosina; ocupan la región del sarcómero que no suelen alcanzar los filamentos finos, de tal modo que las hebras gruesas se solapan con las finas de los dos discos *Z* que delimitan el sarcómero. Cuando se estimula el músculo, los filamentos finos de ambos discos *Z* se desplazan a lo largo de los filamentos gruesos hacia el centro del sarcómero, lo que aproxima mutuamente los discos *Z* y acorta el sarcómero. La contracción casi simultánea de gran número de sarcómeros, dispuestos en la fibra uno a continuación del otro, explica la extraordinaria capacidad de las células musculares para acortarse con gran rapidez.

Durante el ciclo cardiaco, los sarcómeros del miocardio pasan de medir unos 2,05 micrometros (millonésimas de metro) a 1,85 micrometros, y de nuevo se extienden hasta los 2,05. ¿Cómo se explica ese alargamiento? Una fracción de la energía de la contracción debe almacenarse en la célula muscular, pero ¿dónde? Ciertas pruebas fisiológicas sugieren que la causa del alargamiento reside tanto en la propia estructura de los sarcómeros como en los componentes de la célula muscular que constituyen el citoesqueleto, la serie de elementos fibrosos interconectados que ayudan a mantener la forma celular.

Las hebras finas del sarcómero miden aproximadamente un micrometro de longitud, de forma que, al contraerse el sarcómero, los que proceden de extremos opuestos del sarcómero (esto es, los que parten de discos *Z* diferentes) se reúnen en el centro del sarcómero cuando éste mide tan sólo unos dos micrometros. Si el sarcómero aumenta la contracción, los filamentos finos de discos *Z* distintos se solapan por entre el enrejado de filamentos gruesos. El enrejado llega a apretarse en tal estado de "doble solapamiento" que el sarcómero se expande lateralmente: crece el diámetro del cilindro. Esa expansión lateral extiende los discos *Z* y otros elementos estructurales laterales de la célula, constituyéndose en el mecanismo de almacenamiento de parte de la energía de contracción que podrá utilizarse de nuevo como energía de expansión.

No sólo la microestructura de las células musculares almacena energía de la contracción sistólica. Cada vez se dispone de más pruebas en favor de la participación del tejido conjuntivo que rodea las células musculares, así como del que une las células entre sí.

Por ejemplo, la superficie externa de las células musculares está cubierta de fibras de tejido conjuntivo, dispuestas helicoidalmente. Avanzan esas fibras tanto en el sentido de las agujas del reloj como en sentido contrario, adoptando una disposición entrelazada parecida a la red de una hamaca. Constan fundamentalmente de colágeno, elemento tensor que resiste el estiramiento, y también presentan cantidades variables de elastina, una proteína extracelular que posee propiedades de tensión-deformación notablemente similares a las de la goma: puede estirarse hasta un 170 por ciento de su longitud laxa sin deformarse irreversiblemente.

La estructura en red del tejido conjuntivo quizá proporcione parte de la fuerza restauradora que devuelve a las células musculares su longitud original después de cada contracción. Al contraerse y ensancharse, la célula ejerce una tensión sobre la trama de fibras que la rodean. Contraída la célula muscular, las fibras aprietan la célula, reducen su diámetro y la alargan.

Una trama similar de fibras de colágeno rodea el conjunto del músculo (que es una agrupación de células musculares). También en este caso, como en la red de la hamaca, la estructura la forman fundamentalmente fibras inextensibles, que pueden estirarse considerablemente sin lesión debido a la disposición que presentan: los filamentos están entrelazados formando paralelogramos, que pueden extenderse a lo largo de su diagonal principal hasta que los cuatro lados quedan prácticamente paralelos.

Hemos encontrado que, cuando se someten a estiramiento tiras aisladas de músculo cardiaco de rata hasta que las fibras de colágeno envolvente alcanzan el límite, aumenta espectacularmente la resistencia del músculo a un posterior estiramiento. Ese es también el grado máximo hasta el que puede estirarse el músculo y generar todavía la fuerza máxima. La interpretación más simple y atractiva de esos hallazgos es que la estructura entrelazada de las fibras de colágeno evita que se produzca un estiramiento excesivo de los sarcómeros. También parece razonable suponer, por consiguiente, que la malla de colágeno aporta una fuerza restauradora cuando el músculo, en vez de extenderse, se contrae, quedando entonces los paralelogramos de las fibras de colágeno totalmente desplegados a lo largo de su otra diagonal. No se dispone aún de pruebas definitivas de esa hipótesis, pero los primeros hallazgos logrados en varios laboratorios la respaldan.

Las fibras de tejido conjuntivo pueden contribuir también de otro modo a la tendencia del corazón a generar una succión expandiéndose durante la diástole. En los mamíferos, las fibras musculares cardiacas están unidas lateralmente entre sí por elementos parecidos a tirantes, compuestos fundamentalmente de colágeno. Según parece, los tirantes presentan un trenzado helicoidal, como el que se confiere a los cables que sustentan los puentes colgantes para dotarlos de mayor resistencia a la tensión. ¿Acaso actúan esos tirantes como ataduras que se oponen a la deformación del corazón y almacenan parte de la energía de deformación para aplicarla luego en la succión diastólica?

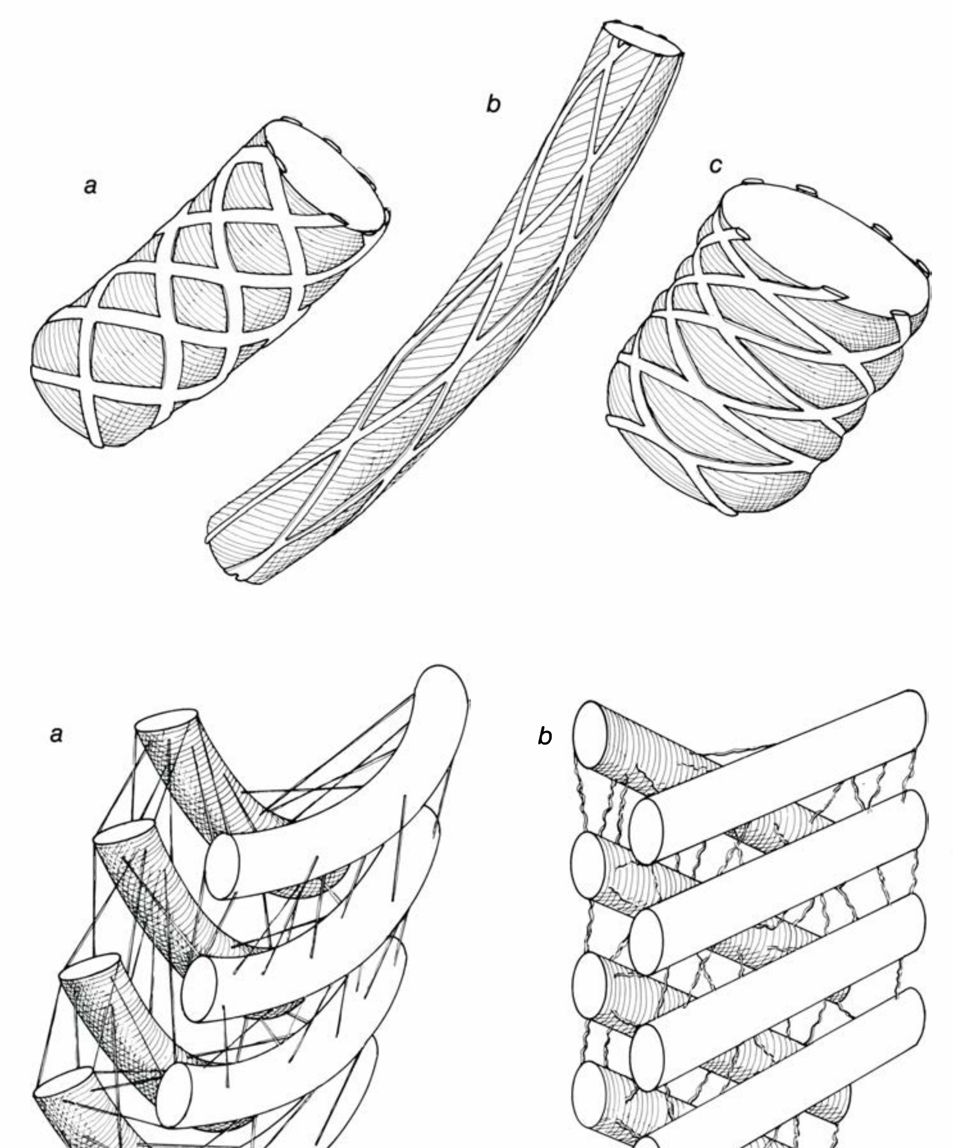
Para determinar si los tirantes contribuyen a la succión diastólica puede compararse la función de los músculos cardiacos de mamíferos, cuyas células musculares están conectadas entre sí mediante tirantes, con la del corazón de anfibio, cuyas células musculares no lo están (aun cuando cada célula sí está envuelta por fibras de colágeno).

Cuando se sumerge un corazón vivo de rata en una solución salina, el órgano sigue latiendo, pero a ritmo más lento del normal, impulsándose rápidamente por el líquido. Expulsa enérgicamente la solución a través de los grandes vasos durante la sístole y la succiona hacia los ventrículos en la diástole. Ese sencillo experimento pone de manifiesto la intensidad de la succión sistólica en el corazón de la rata, puesto que no hay presión de llenado externa que empuje el líquido hacia el corazón. Si se efectúa el mismo experimento con el corazón de rana, los latidos son muy débiles y el órgano apenas avanza por el líquido. Una posible explicación de esa diferencia es que quizá la succión diastólica del corazón de la rana no baste para arrastrar una cantidad suficiente de líquido hacia las cámaras, con lo que la correspondiente eyección del líquido no alcanzaría a mover el corazón en sentido opuesto. Atrae la posibilidad de que el corazón de rata ejerza una acción impulsora y de succión más vigorosa gracias, en parte, a la presión de los tirantes que conectan las células musculares entre sí, y que coordinan la contracción de grupos de células.

Vienen a apoyar esa hipótesis los estudios comparativos que nuestro grupo

ha efectuado con dos invertebrados. Uno de ellos, el calamar, succiona agua de una cámara muscular central, que actúa a modo de bomba, y la expulsa enérgicamente cuando la bomba de la cámara se contrae; el calamar, por tanto, se desplaza por propulsión a chorro [véase "Natación por propulsión a chorro en el calamar", por John M. Gosline y M. Edwin DeMont; INVESTIGACIÓN Y CIENCIA, marzo de 1985]. La cámara de la bomba del calamar es hueca, muscular y está cubierta por un manto de colágeno adherido a fibras musculares por medio de elementos que actúan de tirantes, reminiscencia de los tirantes que conectan entre sí las fibras musculares en el corazón de rata.

La estructura del pulpo, en cambio, es similar a la del corazón de rana. En el pulpo, las células musculares están rodeadas de una trama de fibras de tejido conjuntivo, sin que existan señales de conexiones intercelulares. El pulpo, a diferencia del calamar, no suele desplazarse por propulsión a chorro, sino que avanza sinuosamente por entre las rocas del fondo marino. (Ocasionalmente contrae secciones de la cavidad interna para crear un leve efecto de propulsión a chorro.)



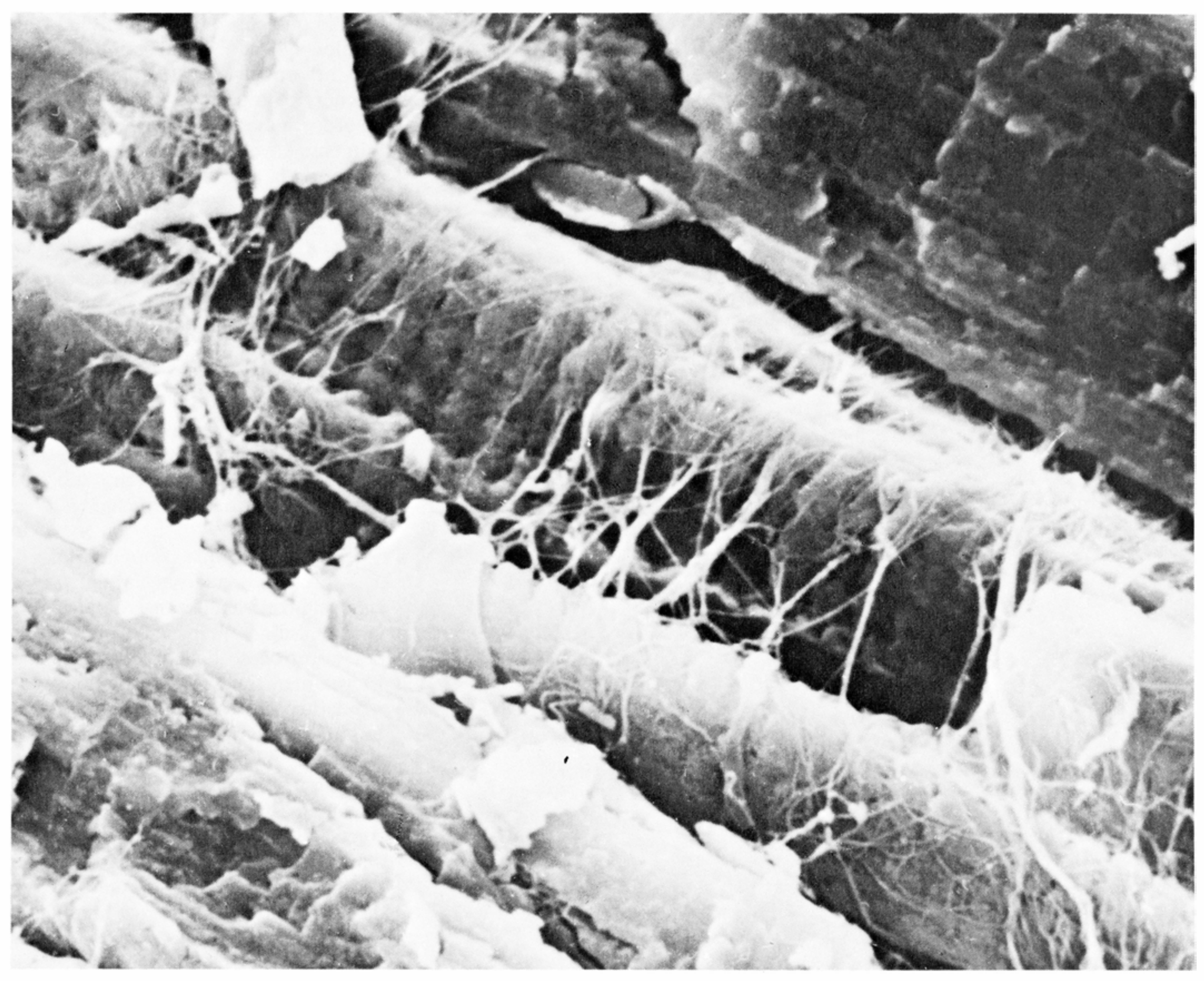
5. EL TEJIDO CONJUNTIVO FACILITA la tendencia del corazón a expandirse activamente durante la diástole. Según parece, lo logra de dos formas. Los filamentos de tejido conjuntivo que envuelve cada célula por separado (*arriba*) están dispuestos a su alrededor en sentido horario y antihorario, formando una red con un trenzado muy semejante al de una red de hamaca (*a*). Varios experimentos indican que esa estructura en paralelogramo protege a la fibra muscular del estiramiento excesivo: cuando la fibra se estira (*b*), los paralelogramos se alargan siguiendo una de las diagonales y se resisten a posteriores estiramientos. De forma similar, cuando el músculo se encuentra totalmente contraído (*c*), los paralelogramos se estiran a lo largo de la otra diagonal, quizás oponiéndose a contracciones ulteriores y favoreciendo la recuperación del músculo. Los tirantes de tejido conjuntivo que unen las células entre sí (*abajo*) soportarían la tensión y el alargamiento (*a*) generados al adoptar el corazón cualquier configuración que no fuera la de reposo (*b*). Tal tensión ayudaría a expandir el órgano después de que la contracción sistólica lo hubiera comprimido más allá de su volumen de equilibrio. La figura muestra células musculares de dos capas adyacentes de músculo cardiaco.

A partir de los estudios efectuados en el calamar, parece que el tejido conjuntivo intercelular de los corazones de mamífero y de calamar incrementa la eficacia de la contracción y de la ulterior succión que llena la cavidad central tras la eyección de líquido. Tanto el corazón de la rata como la cavidad central del calamar presentan esas interconexiones, y ambos son capaces de generar succión y desplazarse por propulsión a chorro en un medio líquido; los de la rana y el pulpo no están dotados de tales interconexiones y apenas muestran succión o desplazamiento por propulsión a chorro.

Quizá contribuyan los tirantes a la succión porque coordinen la acción de gran número de células musculares; de mantenerse juntas las células, podrían resitir la deformación del corazón cuando se contrae más allá de su volumen de equilibrio; con el corazón totalmente contraído, la tensión ejercida sobre los tirantes contribuiría a almacenar parte de la energía de la contracción sistólica.

La hipótesis de que el tejido conjuntivo participa en la expansión diastólica del corazón se apoya en experimentos realizados por los autores junto con Joseph M. Capasso, de la Facultad de Medicina Albert Einstein. Hemos encontrado que la relación entre la velocidad de contracción y la velocidad de recuperacióan es mucho menor en el conjunto del músculo papilar (el músculo que controla el movimiento de la válvula mitral) que en células musculares aisladas. Es decir, las células recobran su longitud más deprisa cuando forman parte de un tejido que cuando están aisladas de otras células y del tejido conjuntivo que las une. Atribuimos las diferencias de esas relaciones al efecto del tejido conjuntivo sobre la dinámica de la contracción y la extensión de las células musculares.

El desarrollo de succión no constituye el único modo de aplicar la energía de la contracción sistólica a la siguiente expansión diastólica. Además de cambiar la forma del corazón (y la forma de las fibras musculares), la contracción altera la posición del corazón en el cuerpo. Los grandes vasos sanguíneos que irrigan el corazón humano,



6. DELICADOS TIRANTES unen las superficies laterales de las células musculares del corazón de mamífero en esta fotografía tomada con un microscopio electrónico de barrido. Los tirantes están constituidos por colágeno, proteína que resiste el estiramiento, aunque contienen algo de elastina, proteína muy elástica. Coordinan el movimiento de diversas partes del músculo cardiaco y quizás aporten parte de la fuerza que hace que el corazón contraído se expanda.

y los que surgen de éste, están conectados a una extensa área denominada la base (que de hecho se encuentra en lo más alto del corazón, la parte más próxima a la cabeza). Como el calamar en el agua, o el corazón de rata en un recipiente con suero fisiológico, cuando el corazón se contrae, expulsando la sangre hacia arriba, se desplaza por propulsión a chorro hacia abajo, en sentido opuesto al del líquido expulsado. Proponemos que parte de la energía cinética que el corazón adquiere durante la sístole se aplica posteriormente al llenado de los ventrículos durante la diástole.

Varias técnicas permiten estudiar el movimiento global del corazón en el tórax. En un antiguo método, denominado balistocardiografía, el individuo se echaba sobre una mesa con ruedas y se registraban los pequeños movimientos de la mesa producidos en respuesta a los cambios de la cantidad de movimiento del corazón. En el método, más moderno, de ecocardiografía de dos dimensiones se genera una imagen cinematográfica instantánea del corazón mediante ondas sonoras de frecuencias ultrasónicas reflejadas en la superficie del corazón. También puede medirse la velocidad y la dirección con que fluye la sangre en ciertas regiones del cuerpo dirigiendo ondas sonoras hacia áreas por las que fluye la sangre y registrando el efecto Doppler que sufren las ondas reflejadas.

Han demostrado esas técnicas que el corazón se mueve ostensiblemente en el tórax. Durante la sístole, la base del corazón se aleja de la cabeza, a la vez que se estira el tejido conjuntivo y los vasos sanguíneos que lo mantienen en su lugar. Esas estructuras de conexión transforman parte de la energía cinética del corazón en energía potencial de estiramiento y ejercen una fuerza ascendente sobre la base, que durante la diástole avanza de nuevo hacia la cabeza. Cuando el corazón en rápida expansión se mueve hacia la sangre que le entra, ayudado por la fuerza de retroceso elástico, engulle la sangre y se llena rápidamente

El retroceso favorece considerablemente el llenado rápido y acelerado necesario para que actúe con eficacia a frecuencias cardiacas elevadas; la aplicación de la energía de la sístole al funcionamiento de la diástole permite el llenado y vaciado a presiones bajas y aumenta la eficacia global del mecanismo de la bomba cardiaca.

El movimiento del corazón entero contribuye también al llenado de otra forma, más sutil aún. Las paredes, relativamente delgadas, del ventrículo derecho están dispuestas a modo de

bolsillo que cubre parcialmente el ventrículo izquierdo, como si una mano se colocara envolviendo el puño cerrado. El enérgico retroceso del ventrículo izquierdo relajado llega a levantar literalmente el ventrículo derecho sobre la sangre de la aurícula derecha. Sin apenas moverse, la sangre que había entrado en la aurícula derecha durante la sístole anterior queda envuelta por el ventrículo derecho. Gracias a ese mecanismo, el aumento de contractibilidad del lado izquierdo del corazón incrementa el rendimiento del lado derecho: cuando la contractibilidad del ventrículo izquierdo aumenta, también crece su vaciado sistólico y su retroceso, por lo que empujará con más fuerza al ventrículo derecho sobre la sangre de la aurícula derecha.

En el modelo que proponen los autores, el llenado inicial del ventrículo está controlado por la relajación y la expansión del músculo cardiaco y por el retroceso balístico del corazón. El volumen final del ventrículo queda regulado por la presión de la sangre entrante. En ciertos estados patológicos el corazón pierde parte de su retroceso y succión y se llena de forma incompleta. En esas circunstancias resulta correcta la clásica ley de Frank-Starling para describir la función cardiovascular. La presión de llenado diastólico se incrementa para que crezca también el volumen en el latido posterior, aunque al elevarse la presión puede aparecer congestión venosa, lo que a su vez podría provocar una insuficiencia cardiaca congestiva.

En nuestro modelo, el corazón se contempla como una bomba de succión dinámica que depende, en su función, de las propiedades coordinadas e integradas de una jerarquía de estructuras en todos los niveles de organización. Los niveles abarcan desde la recuperación de la célula muscular, producida por los elementos citoesqueléticos y por los doble solapamientos que registran los sarcómeros, pasando por la tensión que acumula el tejido conjuntivo dispuesto de forma envolvente en cada célula muscular y que une las células entre sí, hasta el movimiento global del órgano en el tórax. El movimiento del corazón constituye un sistema unitario, en el que cada fase contribuye a que el corazón opere con eficacia en la siguiente. Perfeccionado, este modelo de la función cardiaca quizás explique de forma completa la función cardiaca, explicación que contempla el modelo de Frank-Starling como un caso extremo.

Selección sexual en los pájaros jardineros

El quiosco, o lugar de apareamiento, de esas extraordinarias aves de Australia y Nueva Guinea es foco de intensa competencia entre los machos. La elección de consorte por parte de la hembra se basa en su decoración arquitectónica

Gerald Borgia

Hace mucho que los naturalistas se prendaron de los complejos y elaboradísimos quioscos de los pájaros jardineros (ptilonorrínquidos). Charles Darwin cita aprobatoriamente la opinión del ornitólogo John Gould: "esos cenadores sumamente decorados de los [pájaros jardineros] deben considerarse el ejemplo más maravilloso de ornitoarquitectura que se haya descubierto". Se entiende el interés de ambos. Quioscos de pájaro jardinero los hay desde los bosques cerrados hasta los pastizales abiertos de Nueva Guinea y Australia, y no tienen parangón en el mundo animal.

Los machos de 14 de las 18 especies de pájaro jardinero decoran claros o construyen quioscos. Son de varios tipos. Los quioscos avenida están constituidos por dos paredes verticales de palitos, levantadas sobre una amplia plataforma. En la mayoría de las especies el extremo de la avenida se abre a una zona de exhibición, donde se exponen los decorados. Los quioscos mayo están hechos de palitos entrelazados alrededor de un plantón o un helecho, circundado todo ello por un patio circular, elevado. Dos especies construyen, en torno al mayo, una maciza estructura a modo de cabaña, de alrededor de metro y medio de altura. La estructura encierra una pista de aterrizaje abovedada que se abre a una zona de exhibición, despejada. La especie dorada (*Prionodura newtoniana*) coloca palitos en plantones contiguos, unidos por una rama transversal, que utiliza como posadero de exhibición. Otras dos especies despejan y decoran patios de exhibición, pero no construyen quioscos. Los machos de una de ellas tejen una esterilla de helechos decorada con conchas y adornan con colgaduras de líquenes los árboles cercanos. Los machos de las especies restantes abren un patio en el suelo del bosque, decorado únicamente con grandes hojas.

Las decoraciones asociadas con los quioscos varían mucho de una especie a otra e incluyen objetos que se encuentran por el entorno: conchas de caracol, guijarros, plumas, porciones de insectos y trozos de hueso. En las cercanías de los asentamientos humanos los decorados incluyen objetos de factura artificial, a tono con el color de los objetos naturales: monedas, pinzas, tapones de plástico, trozos de vidrio, bisutería, papel, cucharillas, clavos, tornillos, dedales y piezas por el estilo. Los hábitos de hurto de *Chlamydera nuchalis* son harto conocidos por los aborígenes del norte de Australia. En esa sociedad, los suegros tienen fama de arramblar con cuanto se les antoja, y el término autóctono para designar al suegro, *juwara*, se aplica también al pájaro jardinero.

La fascinación de Darwin por los pájaros jardineros fue mucho más allá de la mera apreciación de su color, su carácter juguetón y su destreza arquitectónica. Cuando los observadores occidentales vieron por vez primera los quioscos creyeron que eran nidos. Ya en 1865, sin embargo, Gould apuntaba con cautela que los quioscos constituían lugares de exhibición sexual y apareamiento. Darwin, que estaba familiarizado con el trabajo de Gould, trató el tema de la construcción de quioscos en su obra *El origen del hombre y la selección en relación al sexo*. No obstante, aparte de su utilización como plataforma, la función del quiosco permaneció sin aclarar hasta el reciente resurgir del interés por la selección sexual. Los pájaros jardineros y sus quioscos ofrecen una oportunidad única para evaluar las diversas teorías sobre la selección sexual. Provistos de nuevas herramientas teóricas, los biólogos empiezan ahora a comprender la evolución de uno de los comportamientos más extraordinarios del mundo animal. Ya se puede dar una respuesta mucho más completa a la cuestión de por qué los pájaros jardineros construyen quioscos.

Darwin concebía la selección sexual como un proceso independiente de la selección natural, porque las principales fuerzas motrices de aquélla son más sociales que ambientales. En realidad, los caracteres exagerados de exhibición masculina (plumas, llamadas y danzas vistosas), que se observan en diversos grupos de aves, no admiten explicación razonable si no se consideran los efectos de las interacciones sociales. Darwin definió dos elementos en la selección sexual: la competencia de los machos por las hembras y la elección femenina de machos. La competencia de los machos se manifiesta en muchas especies y, por lo general, pocos cuestionan su importancia. En cambio, el papel de la elección femenina sigue constituyendo tema de vivo debate.

El codescubridor del proceso de la selección natural, Alfred Russel Wallace, cuestionó la importancia de la elección femenina en el cortejo animal. Dudaba de que las hembras de las especies no humanas tuvieran capacidad mental para discriminar unos machos de otros. La capacidad de las hembras para escoger no constituye ya punto de litigio, pero siguen sin resolverse los criterios en los que podría basarse la elección y su relación con la competencia entre machos. En una amplia gama de animales, tan diversos como las moscas escorpiones y los mimos, las aportaciones masculinas de alimento u otros materiales parecen constituir la base de la elección femenina.



1. PAJARO GLORIETA (*Ptilonorhynchus violaceus*), de Australia oriental, posado en la plataforma del extremo septentrional de su quiosco. El color azul, lustroso, iridiscente, identifica al ave como un macho adulto, maduro; las hembras y los machos jóvenes de la especie tienen el color verde oscuro y el pecho blancoamarillento, moteado. El macho construye el quiosco sobre el suelo, en un patio despejado. Se vale de palitos, que entrelaza formando dos paredes verticales que delimitan una avenida en la superficie de la amplia plataforma que sirve de base. Los pájaros jardineros también construyen nidos, donde nacen los polluelos, pero el nido y el quiosco difieren en forma, construcción, localización y función. La plataforma decorada del quiosco sirve de escenario de la parada del macho y de lugar de apareamiento. La calidad estructural del mismo y su embellecimiento decorativo son los factores determinantes de la elección femenina de consorte; por tanto, el quiosco es el foco de la competencia por consortes entre pájaros jardineros machos. El pájaro glorieta, estudiado exhaustivamente por el autor y sus colegas, constituye la única especie de pájaro jardinero de la que se conocen en detalle las pautas de elección femenina.

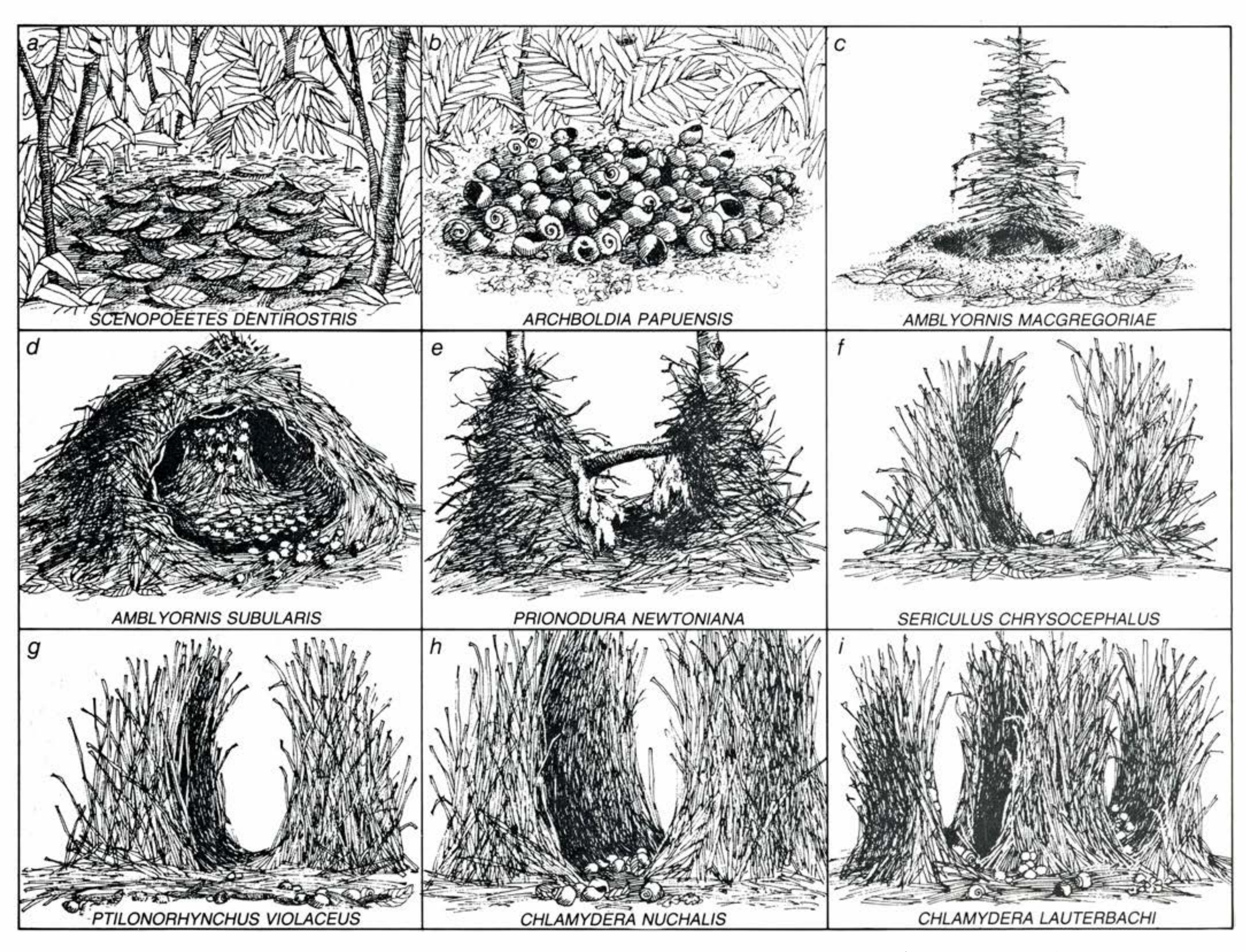
Los machos de la mayoría de las especies de aves asumen un papel activo en el cuidado parental, y la probabilidad de esa ayuda masculina, en la medida en que la percibe la hembra, parece ser decisiva para la fijación de las pautas de apareamiento. Las aportaciones laborales masculinas suelen ser importantes, y en esas especies las hembras sacan mejor provecho al escoger machos no emparejados como consortes. De ahí que, entre las aves, la mayoría de los apareamientos sean monógamos.

Sin embargo, en unas pocas especies aviares, como el gallo de las praderas, el gallito de roca, el pavo real y los pájaros jardineros, los machos no ofrecen ayuda directa a las hembras, sólo brindan esperma. En estas especies, los machos han desarrollado caracteres de exhibición sexual extremos, y su eficacia para atraer consortes varía considerablemente entre individuos. Además, a pesar de la falta de estímulos tangibles, las hembras de esas especies muestran una fuerte preferencia por determinados machos. Mucho se discute sobre la razón de ser de tales preferencias y sobre su relación con la evolución de las elaboradas exhibiciones de los machos.

Se han dado explicaciones dispares a la actuación de la selección sexual cuando los machos sólo aportan esperma a las hembras. Las dos hipótesis generales más ampliamente debatidas se conocen como modelos de genes buenos y modelos de selección desbocada. En ambos, la hembra escoge activamente su consorte, y ambos ofrecen una explicación plausible de la evolución de los pájaros jardineros. No obstante, uno y otro dependen de supuestos no probados y tampoco se ha demostrado su intervención en poblaciones naturales. Otros modelos (el del beneficio inmediato y el de la elección pasiva) han merecido menos atención, pero juntos resultan importantes a la hora de interpretar la evolución de la ostentación masculina.

Las hipótesis conocidas colectivamente como modelos de genes buenos subrayan que una hembra que discrimina entre posibles consortes puede incrementar el vigor y la salud global de su descendencia. Así, según el modelo, los alardes masculinos aparecen, en términos evolutivos, porque informan de la calidad relativa de un macho como semental. Pero, ¿a qué aspectos del macho debería atender una hembra en su discriminación?

Richard D. Howard, de la Universidad de Purdue, Tim Halliday, de la Open University, y otros biólogos han apuntado que las hembras eligen



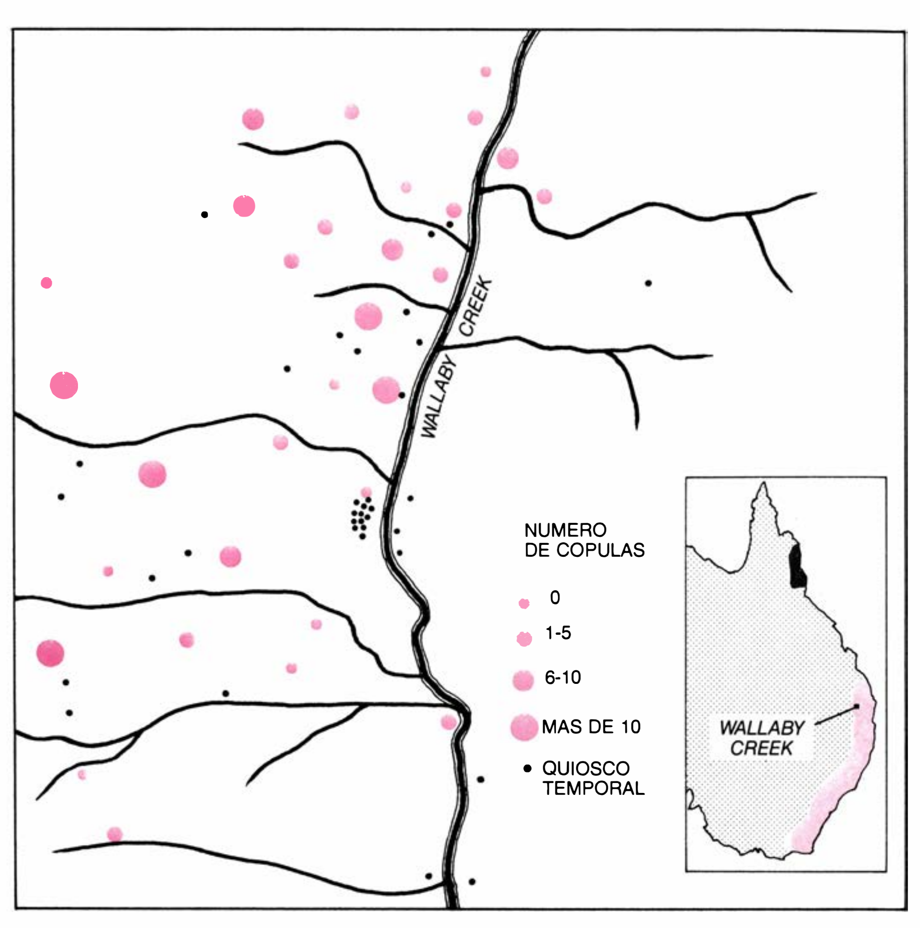
2. CONSTRUCCIONES DE LOS PAJAROS JARDINEROS machos; abarcan desde el adorno sencillo de claros del terreno (*a*), hasta quioscos de decoración compleja. Los quioscos se clasifican en tres o cuatro tipos principales. El quiosco estera (*b*) viene a ser una alfombra de líquenes tendida sobre el suelo del bosque. Esos tapices se decoran con montones de conchas de caracol. El quiosco mayo (*c-e*) está hecho de palitos entrelazados alrededor de un poste central, a menudo un plantón o un helecho, y la estructura se rodea de un patio circular, elevado. En dos especies los machos construyen una gran cabaña por encima del mayo y amontonan decorados en un patio junto a la entrada (*d*). Una especie (*e*) amontona palitos en plantones adyacentes, unidos por una rama transversal que utiliza como posadero de exhibición. Algunos biólogos clasifican este quiosco en una clase aparte. El quiosco avenida (*f-i*) consta de paredes de palitos que delimitan la avenida, abierta ésta a una plataforma. Los decorados se exhiben en la plataforma, en la avenida, o en ambas, según la especie. *Chlamydera lanterbachi* (*i*) construye el quiosco con un segundo conjunto de paredes, perpendiculares a la avenida principal. (Los dibujos son obra de Barbara L. Gibson.)

machos de más edad con preferencia a los más jóvenes. Los machos más viejos demuestran su vigor por el mero hecho de haber alcanzado una edad avanzada. Por ejemplo, supóngase que los machos más viejos tienden a portar caracteres hereditarios que aumenten la supervivencia, así la capacidad de evitar depredadores o resistencia a las enfermedades. Entonces, lejos de ser todos iguales, si la hipótesis de los genes buenos es correcta, la hembra se decantaría por los machos más viejos en calidad de consortes. ¿Cómo realiza la elección? Una estrategia aceptable sería atender a los caracteres más elaborados de la exhibición de los pretendientes, en el supuesto de que, cuanto más esmerada y mejor ejecutada esté, más viejo sea el macho. Así, la búsqueda, por parte de la hembra, de un consorte de más edad podría explicar la complicación de los caracteres de la exhibición masculina.

Las hembras también podrían buscar una mejora genética de su descendencia favoreciendo a los machos activos, capaces de cortejar vigorosamente, o eligiéndolos con plumaje lustroso, indicio de salud y resistencia a las enfermedades. Por consiguiente, quizá hayan evolucionado las pautas de exhibición sexual de los machos para informar a las hembras acerca de caracteres hereditarios que incrementan la aptitud. Los caracteres complejos, como el vigor global del macho, pueden resumir los efectos de los genes de todo el genoma. Ese tipo de caracteres podría resultar útil a la hora de escoger un consorte genéticamente superior.

En muchas especies de animales los machos compiten entre sí por el acceso a las hembras. Las exhibiciones que demuestran la dominancia de un macho en encuentros agresivos denotarían, de manera fehaciente, su mayor aptitud respecto de otros machos próximos. Así pues, he propuesto la hipótesis de que las hembras pueden preferir machos que presenten exhibiciones ostentosas porque andan buscando machos dominantes. Los machos que ofrezcan esas exhibiciones sin hostigamiento han de ser dominantes, porque los subordinados que lo intenten serían desafiados por los de rango superior.

Si se selecciona el consorte atendiendo únicamente a la forma de la exhibición, cabría esperar que los machos maduros dispusieran del plumaje adecuado al efecto, aunque sólo algunos disfrutarían de oportunidad de exhibirlo. Existe un correlato de esta predicción en el decorado de los quioscos. Los pájaros jardineros machos intentan de continuo destruir los demás quioscos y robarles la decoración; tal comportamiento es análogo a la competencia por la oportunidad de exhibir el plumaje. Junto con Stephen G. y Melinda A. Pruett-Jones, de la Universidad de California en San Diego, he propuesto que la destreza de un macho para mantener un quiosco con un decorado de alta calidad señalaría a la hembra su calidad relativa como semental.



3. ZONA DE ESTUDIO ELEGIDA POR EL AUTOR, situada en el valle formado por el Wallaby Creek, en el parque estatal Beaury, Nueva Gales del Sur (Australia). El mapa inserto muestra la localización del lugar, así como el área de distribución de dos subespecies de pájaro glorieta: *P. violaceus violaceus* (*color*) y *P. violaceus minor* (*gris*). El eucalipto es el árbol predominante en buena parte de la zona; la vegetación baja es variable e incluye pastizales y densos matorrales espinosos. En las zonas bajas, junto a los riachuelos y en el flanco oriental de las sierras, al oeste de Wallaby Creek, predomina la pluviselva. Los lugares con quioscos de machos asentados en la zona de estudio figuran como círculos de color; el diámetro del círculo indica el número de apareamientos del propietario del quiosco por temporada. Los emplazamientos de quioscos temporales, edificados por machos jóvenes y destruidos poco tiempo después, se señalan por círculos negros.

Amos Zahavi, de la Universidad de Tel Aviv, ha señalado que la hembra podría conferir ventajas genéticas a su descendencia si se decanta por un macho, por así decirlo, disminuido: un macho que exhiba caracteres físicos o comportamientos menoscabados. Para Zahavi, las exhibiciones sexuales elaboradas son deficiencias heredadas genéticamente. La hembra, según se afirma, obtiene ventajas genéticas al elegir un macho con una deficiencia, porque habrá sobrevivido a pesar de ese rasgo defectuoso.

El modelo ha recibido muchas críticas. El defecto más importante es la dependencia respecto del medio ambiente para seleccionar sólo el más apto de los machos disminuidos. Para que las hembras encuentren los mejores sementales de la población, ha de ser muy elevada la tasa de mortalidad masculina atribuible al defecto. De lo contrario no podría garantizarse la superioridad genética global de los supervivientes disminuidos. A su vez, esa necesidad de que la mortalidad sea alta entre los hijos de los machos disminuidos hace improbable que la preferencia de la hembra por los machos superiores siga esa pauta de evolución.

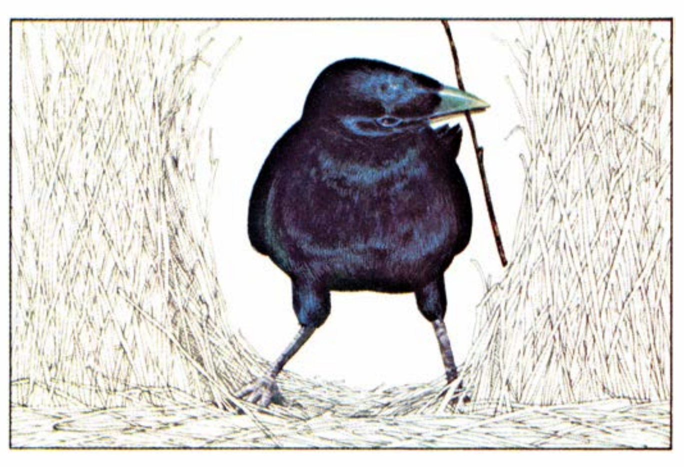
El modelo de desbocamiento para la selección sexual lo propuso Ronald Fisher, en 1930, para explicar la evolución de los caracteres exagerados, presentes sólo en los machos. Fue el primero en subrayar que la pauta de elección femenina se podía autorreforzar: podía inducir su propia difusión entre las hembras, así como la de los caracteres de la exhibición masculina en las que se basaba.

Para ilustrar el proceso, supóngase una población con dos tipos de machos y dos de hembras. Los machos difieren

por la presencia o ausencia de un carácter en su exhibición: una pluma roja en la cola, por ejemplo. Las hembras difieren en que algunas ("las discriminatorias") se aparean sólo con machos que tienen una pluma caudal roja, mientras que otras ("las no discriminatorias") no hacen esa distinción.

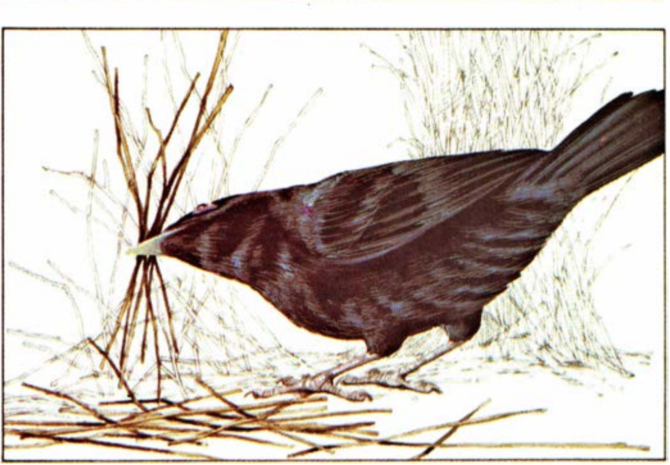
En una población así, los machos que tienen una pluma caudal roja pueden aparearse con hembras discriminatorias y no discriminatorias. En cambio, los que carecen de dicha pluma sólo pueden aparearse con hembras no discriminatorias. Así, los primeros tienen más posibilidades de aparearse y de engendrar una mayor proporción de descendientes que los segundos; de ese modo, la proporción de machos de cola roja en la población aumenta. Los descendientes de machos de cola roja y hembras discriminatorias llevan una proporción, superior a la atribuible al azar, de genes conducentes a un comportamiento discriminatorio en las hembras. Puesto que los machos de cola roja se aparean más a menudo, también lo hace la proporción de los caracteres que determinan una preferencia femenina por esos machos.

Una vez definida una pauta de elección femenina puede desencadenarse una persistente selección en favor de caracteres masculinos más exagerados. El resultado final del proceso de difusión está fuertemente supeditado a la pauta de elección. Si las hembras prefieren siempre machos de características extremas es de esperar que se desarrollen por evolución esas características. Si, por el contrario, prefieren













4. PAUTAS DEL COMPORTAMIENTO REPRODUCTOR del pájaro glorieta. El ave construye el quiosco con palitos (*arriba, a la izquierda*). Cuando una hembra visita el quiosco, el macho desciende de un posadero situado en un árbol cercano e inicia el cortejo (*arriba, a la derecha*). Después de contemplar la exhibición, la hembra se agacha y se inclina hacia delante; el macho la monta de inmediato (*centro, a la izquierda*). Puede que otros machos compitan por las hembras con el propietario del quiosco, destruyéndoselo en su ausencia (*centro, a la derecha*) o robándole la decoración. El macho competidor llega incluso a interrumpir o desplazar al que está copulando (*abajo, a la izquierda*). Después de la cópula, la hembra pone los huevos y cría la pollada en un nido independiente.

machos con un carácter menos extremo, por ejemplo una sola pluma caudal roja, los machos de la población que la posean tenderán a predominar sobre los que presentan toda la cola roja. Los costes, en términos de supervivencia, del despliegue sexual pueden incidir en el proceso. Por ejemplo, según se desarrollan caracteres extremos en los machos, pueden surgir nuevas pautas de elección femenina que provoquen una difusión inversa hacia caracteres de exhibición menos extremos.

Muy poco se sabe del mecanismo de aparición de nuevas pautas de elección femenina. Es más, se desconoce incluso si, cuando surgen, prefieren las hembras sólo un ligero realce de los caracteres del macho o un desarrollo extremo. Varios modelos recientes de selección desbocada concluyen que la elección femenina puede ser completamente arbitraria y, por tanto, puede instar la evolución de caracteres masculinos asimismo arbitrarios.

Por tanto, los modelos de genes buenos y los de desbocamiento realizan predicciones diferentes en cuanto a cómo aparecen los caracteres de exhibición extremos. Según el modelo de genes buenos, la selección natural favorecería preferencias femeninas por caracteres que denoten diferencias relativas a la calidad semental del macho. En los modelos de desbocamiento no tiene por qué darse necesariamente un resultado de ese tipo. Una selección desbocada puede no incrementar el vigor de la descendencia, sino favorecer incluso caracteres que reduzcan la capacidad biológica.

Constituye materia de debate hasta qué punto podrían evolucionar esos caracteres que menguan la capacidad biológica. Parece más probable que, si se expresan diferentes tipos de preferencia femenina en una población, los que refuerzan la aptitud tengan ventaja evolutiva sobre los demás. La intensidad en que los caracteres que potencian la capacidad biológica desplazan a los menos ventajosos ha de depender, por lo menos, de dos factores: la facilidad con que puedan remplazarse los caracteres establecidos y la frecuencia con que se dan en la población las pautas de elección en competencia.

La comparación de los modelos de genes buenos con los de desbocamiento se complica aún más dada la circunstancia de que no tienen por qué ser excluyentes. Por ejemplo, si la elección femenina inicial depende de los efectos de los genes buenos, puede conducir a la selección de caracteres de preferencia femenina que se autorrefuercen. No es realista, por tanto, esperar que las predicciones de esos modelos resulten fáciles de discernir en las poblaciones naturales. Sin embargo, si la controversia llega a resolverse, será sólo merced a estudios de poblaciones naturales. Una aproximación al problema consiste en determinar si las pautas de exhibición masculina son realmente arbitrarias. Por el contrario, cabría también desmostrar que en verdad denotan la calidad relativa de los machos como sementales.

He señalado antes que existen cuando menos otras dos explicaciones posibles para la evolución del comportamiento de construcción de quioscos. Según el modelo del beneficio inmediato, puede obtener ventaja la hembra que elige un macho que ofrece una exhibición extravagante. Por ejemplo, el plumaje lustroso del macho puede facilitar a las hembras la detección de parásitos, evitando así el contacto con machos que pueden transmitirlos. Las hembras que discriminan contra los machos infestados obtienen un beneficio inmediato frente a las menos puntillosas. Existen otros tipos de beneficio inmediato. El macho que se exhiba sin permitir la intromisión de rivales probablemente brinde mayor protección frente a los depredadores; también es probable que los machos de elaborado plumaje sean maduros y lleven, por tanto, esperma viable.

Por último, algunos biólogos han señalado que la elección femenina ha tenido poco que ver con el desarrollo, por evolución, de las exhibiciones masculinas exageradas. Según el modelo de la exhibición pasiva, propuesto por Malte Andersson, de la Universidad de Göteborg, y Geoffrey A. Parker, de la Universidad de Liverpool, las exhibiciones masculinas complejas quizás hayan evolucionado a modo de mecanismos de propaganda. Los machos más ostentosos resultan más visibles y, por tanto, tienen más probabilidades de aparearse. La ventaja del número adicional de apareamientos resarce a los machos del coste extra que demanda la supervivencia de los que ofrecen un aspecto extravagante. El modelo no exige que las hembras manifiesten preferencia activa alguna por los machos más llamativos. Si una hembra topa simultáneamente con dos machos que difieren en el grado de elaboración de su aspecto, el modelo predice que la envergadura de éste no influirá en su decisión sobre con cuál de ellos aparearse. Para los pájaros jardineros, ese modelo propone que el quiosco constituye un dispositivo para advertir a las hembras de la presencia de un macho en cortejo, y que es superior el éxito sexual de los machos con quioscos más grandes y mejor decorados porque las hembras los encuentran más a menudo.

Si bien los importantes esfuerzos realizados en la elaboración de modelos teóricos han afinado las cuestiones que nos interesan sobre la evolución de las exhibiciones complejas, en pocas ocasiones se ha puesto a prueba los modelos en poblaciones naturales. En parte, la falta de contraste deriva de la dificultad de localizar sujetos susceptibles de observación que reúnan las características adecuadas. La especial naturaleza del despliegue de los pájaros jardineros permite estudiar en detalle las preferencias femeninas. Se ha comentado ya que los machos de esas aves no prestan ayuda material a las hembras ni a los jóvenes, y que las hembras son libres de elegir entre machos con emplazamientos de exhibición muy distantes. Por consiguiente, cabe suponer que las tendencias observadas en las preferencias femeninas por los machos guarden relación con los caracteres de la exhibición de éstos: el quiosco, el plumaje y el comportamiento en presencia de la hembra.

Además, puede que exista una equivalencia funcional entre la decoración de los quioscos y la brillante coloración del plumaje, lo que abre la posibilidad de manipular, en el plano experimental, las pautas generales de exhibición. Hace más de 20 años, E. Thomas Gilliard [véase "The Evolution of Bowerbirds", por E. Thomas Gilliard; SCIENTIFIC AMERICAN, agosto de 1963] señalaba que existe una correlación inversa entre el grado de elaboración del plumaje de los machos y el tamaño y grado de ornamentación de los quioscos. Así, apuntaba Gilliard, la decoración de los quioscos podría desempeñar en el cortejo el mismo papel que los vistosos despliegues de plumaje; en realidad, sugería, los quioscos vienen a ser una especie de plumaje, desplazado, que permite a los animales que los construyen prescindir de una coloración llamativa. El desarrollo de ese tipo de estrategia se conoce como efecto de transferencia. De ser así, indicaría que las fuerzas que modelaron la evolución de la práctica del quiosco son las mismas que desarrollaron el comportamiento decorador y la exhibición de plumajes llamativos.

A diferencia del plumaje, el quiosco y su decoración se pueden manipular con facilidad sin que el ave padezca efecto directo alguno. El apareamiento se efectúa en el quiosco; lo que permite registrar la elección femenina de

consorte y el éxito de éste en el apareamiento por medio de cámaras dispuestas al efecto. También podrá compararse esas observaciones con la calidad del quiosco y el refinamiento de la decoración. Por último, el comportamiento que exhiban los machos en las proximidades de los quioscos constituye un indicador importante de hasta qué punto la competencia puede discriminar entre pretendientes potenciales. A menudo los machos roban los decorados y destruyen los quioscos de sus vecinos; podrán compararse las pautas de ese comportamiento agresivo con la calidad de la exhibición masculina y su éxito a la hora de encontrar pareja.

En 1980 inicié, en el este de Australia, un estudio intensivo del pájaro glorieta (*Ptilonorhynchus violaceus*). J. M. Marshall, Reta Vellenga y Richard Donaghey, que a la sazón estaban en la Universidad de Monash, habían realizado un importante trabajo preliminar y sus esfuerzos habían hecho, de la vida de los pájaros glorieta, la mejor documentada de todas las relativas a especies de pájaros jardineros. Donaghey me permitió utilizar una población de estudio con la que él ya había trabajado, de modo que conocíamos desde cuatro años atrás la historia y la identidad de algunos machos. Por entonces se ignoraban los detalles de la elección femenina de todas las especies de pájaros jardineros.

El pájaro glorieta se distribuye por la costa sur y centro-oriental de Australia. El escenario de mi investigación era el valle formado por el Wallaby Creek, en el bosque estatal Beaury, Nueva Gales del Sur [*véase la figura 3*]. Vellenga había comprobado que el macho es algo mayor que la hembra, y que adquiere el plumaje azul, lustroso, a los seis años. La coloración de los machos adultos difiere notablemente del dorso verde oscuro y el pecho blancoamarillento, moteado, de las hembras y los jóvenes. El macho construye quioscos de palitos sobre el suelo en patios despejados.

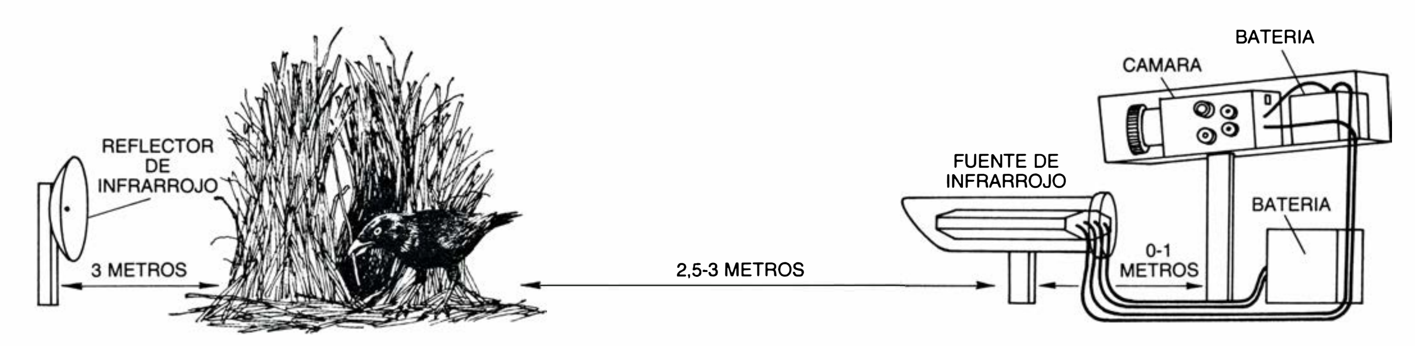
El extremo septentrional del quiosco mira al sol a mediodía y se abre a una plataforma de exhibición, que el macho maduro cubre con paja amarilla, brillante, y hojas del mismo color. Sobre esa plataforma coloca decorados diversos, entre otros, plumas azules de *Neophema chrysostoma*, flores azules y amarillas, porciones de insectos, en particular envolturas de cigarra, y otros objetos naturales. Las piezas grandes, conchas de caracol terrestres incluidas, se disponen en el borde exterior de la plataforma; distribuyen las plumas uniformemente por la alfombra amarilla, entre el borde exterior y la avenida del quiosco. Los objetos pequeños, sostenidos por el macho en el pico durante el cortejo, forman un montoncito junto al quiosco.

La alfombra de paja y hojas amarillas de la plataforma del quiosco es de color vivo, especialmente conspicuo en los quioscos de los bosques. El macho corta las hojas que queden por encima de la plataforma, al parecer para que entre la luz solar. El despliegue de objetos de color azul brillante sobre un fondo amarillo sugiere que el ave procura ofrecer una señal inequívoca y bien visible.

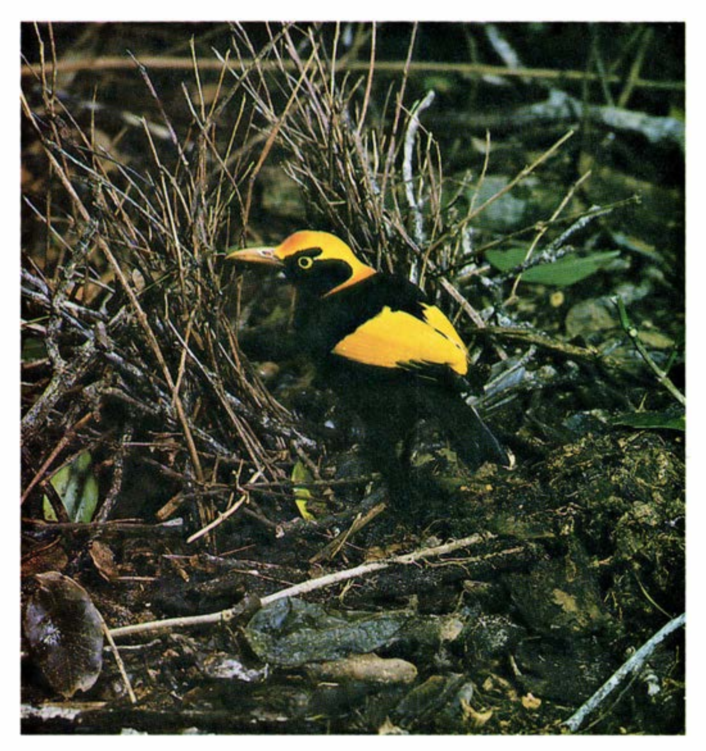
Para estudiar el comportamiento de los individuos capturamos pájaros jardineros que se agrupaban en los pastos abiertos. Se marcaron las aves con una combinación característica de bandas de color, se midieron y se valoraron atendiendo al plumaje, al color del pico y de las patas, a los rasguños u otros indicios de lucha y a la presencia de parásitos externos. Se asignó cada animal a un intervalo de edad en función del color del plumaje y del pico.

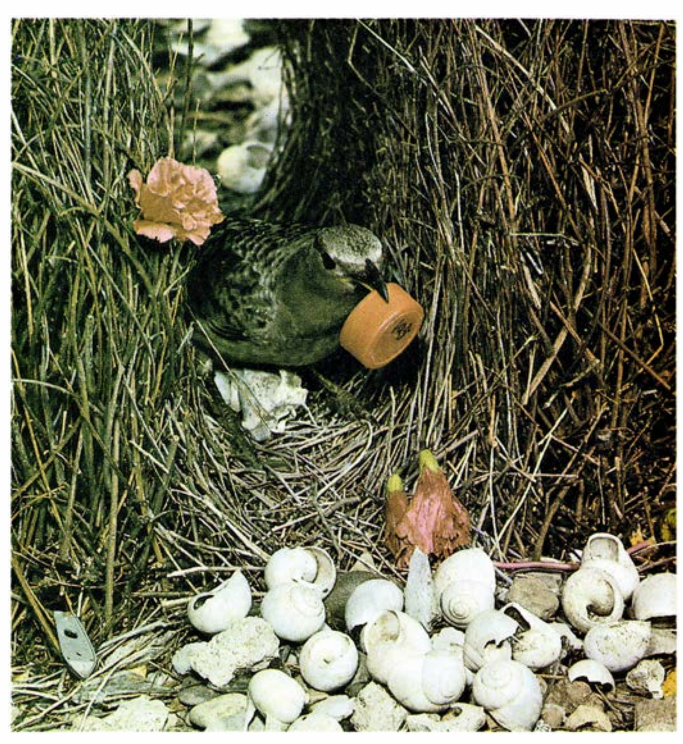
Mis ayudantes voluntarios, alumnos y yo mismo, registramos el comportamiento de los machos en los lugares de alimentación, anotando el número de veces que cada macho sufría un ataque y con qué frecuencia atacaba él a los demás. Desde paranzas observamos a las aves en los quioscos, amén de filmar continuamente con cámaras de super-8 a control remoto la actividad que desarrollaban en ellos durante toda la época de apareamiento. Las cámaras impresionaban un fotograma cada dos segundos cada vez que se cortaba un rayo invisible de luz infrarroja que atravesaba el quiosco. Ese registro nos permitiría identificar los visitantes de los quioscos y anotar su actividad: destrucción del quiosco, robo de decorados, cortejo y cópula. Además, diariamente y a lo largo del estudio, tomamos nota de la calidad del quiosco y del movimiento de decorados marcados en más de 33 plataformas.

En Wallaby Creek la época de apareamiento comienza a principios de noviembre y se prolonga hasta finales de diciembre. A mediados de octubre los machos desarrollan gran actividad alrededor de los quioscos: se concluye su reconstrucción en las ubicaciones permanentes y da comienzo un intenso trabajo de decoración. Visitan los quioscos los machos jóvenes y los propietarios a menudo se exhiben ante ellos. Sin embargo, llegado noviembre, los propietarios se vuelven menos contemporizadores con los visitantes masculinos; pasan más tiempo cerca de su quiosco y se afanan en destruir los de la vecindad, así como en robarles los decorados. Las hembras, que pasan el invierno en el extremo sur del valle, se trasladan al norte, donde se encuentra la mayor concentración de quioscos masculinos. A mediados de noviembre se inician los apareamientos. El macho pasa entonces la mayor parte del tiempo posado en los árboles próximos al quiosco, emitiendo frecuentes llamadas y bajando a él para exhibirse ante la hembra, protegerlo de los merodeadores, repararlo o “pintarlo” con



5. MONTAJE DE SEGUIMIENTO EXPERIMENTAL empleado por el autor en el estudio del pájaro glorieta, representado esquemáticamente. Se proyecta un haz de luz infrarroja, invisible para el ave, a través de la avenida del quiosco en dirección a un reflector. Cuando se corta el haz, la cámara cinematográfica de formato super-8 expone un fotograma cada dos segundos. También se observa las aves desde paranzas. El sistema permitió controlar el comportamiento y la identidad de propietarios y visitantes de 33 quioscos durante la época de apareamiento, desde principios de noviembre hasta finales de diciembre.





6. EFECTO DE TRANSFERENCIA, propuesto por vez primera por E. Thomas Gilliard, ilustrado aquí con pájaros jardineros y sus quioscos. El macho de *Sericulus chrysocephalus*, que presenta un vistoso plumaje, construye un quiosco de calidad estructural indiferente y pone poco interés en decorarlo (*izquierda*). En cambio, el de *Chlamydera nuchalis*, ave de color apagado, construye un elaborado quiosco, que decora profusamente con conchas, pétalos de flores y toda una gama de objetos artificiales (*derecha*). Gilliard propuso que el tamaño y grado de decoración del quiosco están inversamente correlacionados con el primor de la coloración del plumaje. Puede, por tanto, que los quioscos decorados ejerzan la misma función que la exhibición de un plumaje de gran colorido. De ser así, cualquier hipótesis que explique la evolución del quiosco también valdría para la del plumaje vistoso. Fotografías de Hans y Judy Beste.

la saliva producida mascando trozos de vegetación. El número máximo de apareamientos se registra a últimos de noviembre y prácticamente concluyen a mediados de diciembre.

Cuando una hembra visita el quiosco el macho inicia la parada, portando a menudo un decorado en el pico. Situado en la plataforma, se pone de cara a la hembra y emite una llamada runruneante, mientras hace cabriolas, esponja el plumaje y sacude las alas al ritmo de la llamada. Entre los sonidos se intercalan períodos de silencio, risas quedas, zumbidos o imitaciones de otras aves. La respuesta inicial de la hembra es entrar en el quiosco y "probar", o pellizcar, algunos palitos. Luego contempla atentamente el cortejo. Si está lista para copular se agacha y se inclina hacia delante. El macho la monta de inmediato. Por lo común la hembra se aparea una sola vez. Más adelante pondrá dos huevos en un nido que suele quedar fuera del área defendida por el consorte. La eclosión de los huevos coincide con la aparición de gran número de cigarras.

Los machos afincados destruyen cualquier quiosco que se intente construir en la vecindad, pero durante la época de apareamiento los jóvenes pueden establecer quioscos temporales apartados de los permanentes. En los solares transitorios se da un intenso cortejo entre machos que parecen ensayar y aprender la parada; también visitan los quioscos permanentes. Si el propietario está ausente, el visitante pinta el quiosco, ensaya una parada o corteja a una hembra visitante. Durante el cortejo de un propietario de quiosco se ocultan a veces otros machos en la vegetación de los alrededores, que intentarán interrumpir o desplazar al copulante.

La mayoría de las hipótesis formuladas acerca de la evolución de las exhibiciones complejas suponen que la calidad de éstas influye en la disposición femenina a aparearse. En el caso del pájaro glorieta, el éxito en el apareamiento varía notablemente entre unos machos y otros: un macho se apareó con 33 hembras durante la temporada, mientras que otros no lo lograron ni una sola vez. Al disponer los quioscos en orden de calidad advertimos una fuerte correlación positiva con el éxito masculino en el apareamiento. Los quioscos acicalados y bien construidos, con paredes simétricas y palitos delgados, en tupida disposición y aspecto muy escultural, eran propiedad de machos particularmente boyantes.

Para someter a prueba la importancia del decorado del quiosco en la elección femenina de consorte retiramos los adornos de los quioscos de un grupo de machos seleccionado al azar. Luego comparamos su éxito en el apareamiento con el obtenido por un grupo de control. Tal como habíamos previsto, los decorados ejercen una influencia real sobre el apareamiento: encontramos una proporción de apareamientos considerablemente mayor en el grupo de control que en el experimental. Es más, en los años que duró la investigación el número de objetos decorativos de las plataformas de los quioscos no alterados –en particular el número de plumas– guardó correlación con el éxito masculino en el apareamiento.

El hallazgo de que la decoración tiene importancia en la parada masculina me llevó a estudiar el robo de decorados. Descubrimos que las plumas azules eran objeto de hurto con una frecuencia muy superior a la de otras piezas, en proporción a su presencia en las plataformas de los quioscos; como escasean en el hábitat, el robo constituía el principal medio de obtenerlas. Controlando el número de plumas de las plataformas de los quioscos durante la época de apareamiento descubrimos que la cifra de las que se encontraban en las plataformas de los machos con éxito alcanzaba un máximo en el apogeo de la temporada de apareamiento.

Simultáneamente se reducía el número de plumas en las plataformas de los machos poco afortunados.

En otro experimento introdujimos plumas azules marcadas en los quioscos de un grupo de machos, y no añadimos ninguna a los quioscos de un grupo control. Luego invertimos los tratamientos de los grupos experimental y de control y registramos los movimientos de las plumas en cada caso. Pues bien, cualquiera que fuera la posición inicial de las plumas, los mismo machos, de hecho los mismos ladrones, tendían a acumular las plumas en sus plataformas. Constituye ello una prueba manifiesta de que el robo es el factor que más determina el número final de plumas exhibidas en las plataformas. Dado que la calidad de la decoración del quiosco influye en el éxito del macho en el apareamiento, diríase que el robo de plumas afecta a dicho éxito. Los machos más dominantes tienden a tener más éxito en el robo plumas.

Vimos también que la calidad media de la decoración del macho dependía de la frecuencia con que la destruían los merodeadores. Cuanto más frecuente es la destrucción, más baja es la calidad de conjunto del quiosco. La pauta de destrucción puede indicar a las hembras el grado de dominancia del macho, puesto que las hembras suelen limitar sus visitas de quioscos a una pequeña área. Si un quiosco se mantiene en buen estado, informarán a la hembra de que el propietario es capaz de defenderlo de los asaltos, y, a la par, de destruir los de los vecinos. Las pautas de comportamiento observadas en relación con el decorado del quiosco resultaron coherentes con las pautas de destrucción del mismo: los quioscos de los machos más viejos, dominantes, se destruían menos que los de machos más jóvenes, subordinados.

¿Cómo encajan esas observaciones con los modelos de evolución que se ha descrito antes? Varios datos apuntan a que las hembras prefieren machos dominantes. Escogen consortes capaces de mantener el quiosco en buen estado y bien decorado. Esos machos tienden a ser los que dominan en los lugares de alimentación; sus preferencias decorativas se decantan por objetos poco frecuentes en el hábitat y codiciados por otros machos. También parece importar la edad del macho. Los más viejos mantienen quioscos de más calidad, los decoran con más esmero y tienen más éxito a la hora de protegerlos de la destrucción; además emiten llamadas de cortejo más refinadas.

Puede que tanto la dominancia como la edad del macho desempeñen un papel importante en la elección femenina. La construcción del quiosco parece requerir cierta práctica, pero sólo los jóvenes más agresivos están en condiciones de edificar y decorar quioscos ante la reiterada destrucción por parte de otros machos. Una hembra que escoge un macho afincado, más viejo, con un quiosco bien construido y bien decorado, y con una refinada llamada de cortejo, tiene testimonio de que el consorte en ciernes no sólo ha sido capaz de sobrevivir hasta una edad relativamente avanzada, sino que, además, ha logrado hacerlo a la vez que aprendía a construir y conservar en buen estado un quiosco de alta calidad bajo la dureza de la competencia.

El restante modelo de genes buenos, el de la disminución, no se ve refrendado por el comportamiento de los pájaros jardineros. El modelo predice grandes diferencias en la mortalidad masculina, asociadas con desigualdades en la calidad de las exhibiciones. No es eso lo que se observa. La mortalidad de los machos que realizan exhibiciones es baja, y parece independiente de la calidad de las mismas.

El modelo de desbocamiento puede conducir a gran número de resultados distintos. Las versiones del modelo que apuntan a resultados arbitrarios no brindan predicción alguna sobre la clase de caracteres que evolucionarán; por tanto, no es fácil contrastarlas. En algunos casos, una elección arbitraria, producto de una selección desbocada, podría instar el mismo comportamiento que una elección efectuada según el criterio de la dominancia masculina. Por ejemplo, si las hembras desarrollaran cierta tendencia a preferir machos con quioscos bien construidos y bien decorados, se seleccionarían los machos capaces de robar decorados y de destruir quioscos: los machos dominantes.

La existencia de pautas coherentes con otros modelos debilita la defensa de los modelos de desbocamiento, en especial si se demuestra que se repiten en varias especies. En los pájaros glorieta descubrimos que los machos preferían los decorados poco habituales. Si se presentara una pauta análoga en otras especies, ello apoyaría la hipótesis de que en la elección del consorte tiene importancia la valoración femenina de la dominancia del macho.

¿Puede explicar la elección pasiva las pautas de selección de consorte que hemos observado? Es muy probable que no. Averiguamos que los machos sexualmente favorecidos tendían a recibir más visitantes femeninos en sus quios-

cos que los menos favorecidos, y que se apareaban con una proporción mayor de las hembras. Las hembras suelen visitar varios quioscos antes de aparearse, y su elección está correlacionada con el éxito global de los machos en el apareamiento. La elección pasiva resulta improbable. Los quioscos están en el suelo y, a menudo, a cubierto; a una hembra ingenua le resulta más perceptible la llamada del propietario del quiosco desde el posadero cercano que el propio quiosco. Además, las hembras son longevas y es probable que estén familiarizadas con todos los solares de quioscos de la zona donde buscan; parece difícil que la mera prominencia influya en su elección.

Quizás obtenga la hembra cierto beneficio inmediato del quiosco en lo que la protege frente a machos intrusos. Observamos reiterados intentos de interrumpir el apareamiento de los propietarios de los quioscos por parte de otros machos. Por regla general el propietario ahuyentaba al intruso y la hembra permanecía en el quiosco, aunque a veces se interrumpiera la cópula. Sin embargo, cuando las hembras se posaban fuera del quiosco, parecían inquietas y, por lo común, echaban a volar ante la proximidad de un intruso.

Resumiendo, las pruebas disponibles señalan que la hembra del pájaro glorieta ordena los machos según la calidad de sus exhibiciones. También pueden escoger sementales atendiendo a la decoración asociada con los quioscos. La hipótesis de la protección ofrece una explicación alternativa a la evolución de la práctica de construir quioscos, pero no explica por qué los decoran. Tampoco puede excluirse el modelo de desbocamiento.

Los estudios del pájaro glorieta constituyen un primer paso hacia la interpretación de la evolución de caracteres exagerados; hemos comprobado la verosimilitud de varios de los modelos propuestos. Sin embargo, para explicar por qué construyen quioscos habrá de efectuarse más estudios de elección de consorte en otros pájaros jardineros. ¿En qué medida muestran otras especies preferencia por los objetos de decoración poco comunes? ¿Se los roban a otros pájaros jardineros y les destruyen los quioscos? ¿Cómo aprenden los machos a realizar las exhibiciones? ¿Apuntarán los nuevos hallazgos a las mismas relaciones causales entre comportamiento masculino y elección femenina? ¿Por qué unas especies construyen quioscos y otras no? Todas esas cuestiones se resolverán a buen seguro con una observación más paciente.

Los modernos molinos de viento

Los principios son antiguos, pero los materiales y la tecnología han cambiado. Los modelos actuales generan electricidad y ahorran combustible en las centrales térmicas

Peter M. Moretti y Louis V. Divone

El molino de viento, uno de los medios más antiguos para producir energía mecánica, se hubiera convertido en una reliquia de no ser por la crisis energética de los 70. La exigencia de opciones energéticas alternativas al petróleo ha despertado el interés por el aerogenerador (molino de viento que produce electricidad) y las innovaciones tecnológicas de que es susceptible. Fruto de ello es el funcionamiento de aerogeneradores solitarios y de parques eólicos —así se llaman las agrupaciones de aerogeneradores— que aportan energía a las redes eléctricas en varios países. La contribución, limitada por ahora, irá en aumento, cabe esperarlo, ante el inevitable descenso en el suministro de petróleo, por un lado, y las mejoras tecnológicas de los aerogeneradores, por otro.

La atracción obvia reside en la naturaleza gratuita del viento. Pero no lo son las instalaciones, cuya tecnología es, además, muy compleja. Como todo marinero sabe, domeñar el viento no es tarea fácil. El viento presenta una característica, probablemente única entre todas las fuentes energéticas: su impredecible variabilidad. Aunque a través de distintos procedimientos de análisis se pueden poner de manifiesto, en la fuerza del viento, algunas pautas diarias y estacionales, quien desee aprovecharlo debe lidiar con ráfagas, calmas y variaciones direccionales que se producen de forma aleatoria.

El cambio caprichoso al pasar de un momento a otro y de un lugar a otro no constituye, empero, el único problema. La variabilidad del viento cubre también un amplio espectro de velocidades. Además, el efecto de las variaciones de velocidad se ve incrementado por el hecho de que la fuerza del viento (la capacidad de empuje) varía con el cuadrado de la velocidad, y la potencia (el ritmo con el que el viento puede realizar un trabajo) varía con el cubo de la velocidad. Por tanto, cuando una ráfaga multiplica por ocho la velocidad media del viento, como sucede algunas veces durante una tormenta, la fuerza del viento es 64 veces superior al valor medio. Cuando la velocidad del viento varía en un factor dos, cosa que ocurre frecuentemente, la potencia varía en un factor ocho.

Las variaciones eólicas suponen un reto para el constructor, que tiene que superar el problema técnico de la adaptación de la carga a la potencia disponible y el de la protección contra los vendavales. La solución original para el primer problema, desde hace siglos, consistió en adaptar la carga a la fuente energética. La trilla o la molienda del grano se llevaban a cabo cuando soplaba el aire y se suspendían cuando cesaba. Hoy día los aerogeneradores se usan en combinación con otros productores de energía, tales como grupos electrógenos o centrales eléctricas, para paliar el problema de la producción intermitente. Las dificultades creadas por los vendavales se solventaban, en un principio, disponiendo algunas superficies aerodinámicas desmontables en las palas; venía a ser algo así como la recogida de las velas ante la proximidad de una tormenta. Los modernos aerogeneradores incorporan mecanismos que amortiguan el efecto destructor de los vientos fuertes.

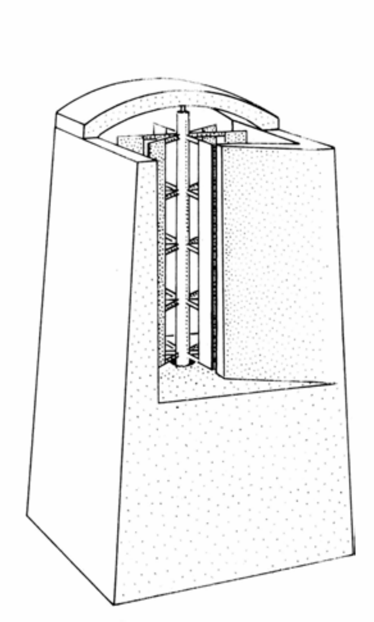
Además de la variabilidad, el viento posee otro rasgo importante: su dispersión. No es una fuente energética concentrada. Su fuerza de arrastre por metro cuadrado de superficie es bastante pequeña a las velocidades normales (aunque puede adquirir valores muy altos durante una tormenta); la propia potencia del viento al atravesar un metro cuadrado de área es modesta: similar a la energía de la radiación solar. Cuando sopla a seis metros por segundo, una velocidad rápida equivalente a 21,6 kilómetros por hora, el flujo de energía es de sólo 130 watt por metro cuadrado. No toda esta energía puede extraerse mediante un molino. Si se pretende generar electricidad, estas cantidades son insignificantes comparadas con la potencia de un riachuelo o de una hoguera, por no hablar si el punto de referencia es una central térmica. Para obtener una cantidad apreciable de energía mediante un aeromotor debe interceptarse una gran superficie perpendicular al viento.

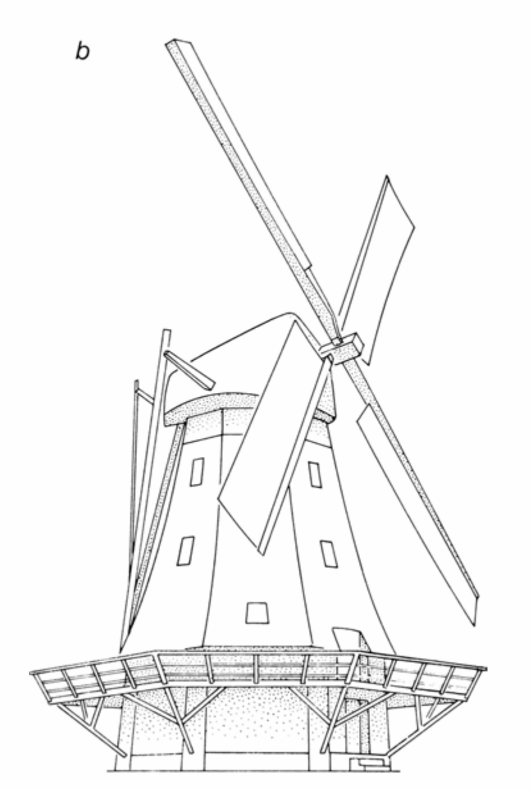
Los primeros molinos de que habla la historia se hallaban en el Medio Oriente. Serían una suerte de grandes ruedas con paletas, parcialmente expuestas al viento y en parte a cubierto. Un viejo molino desenterrado en la meseta persa había sido construido sobre un eje vertical; ello avala la idea según la cual se desarrolló a partir de los molinos accionados por animales de carga que tiraban del extremo de un vástago que giraba alrededor del eje. La necesidad de grandes superficies para interceptar la difusa fuerza del viento obligó a construir las palas de los molinos atando o tejiendo entramados de cañas.

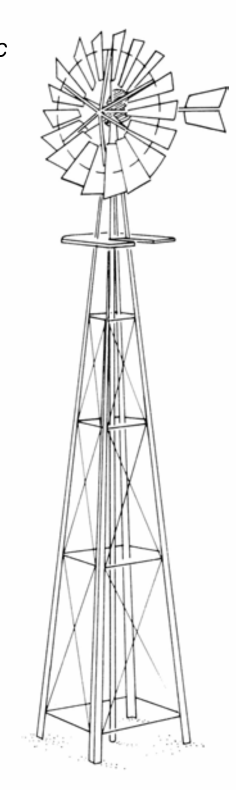
Desconocemos la antigüedad de estos molinos. Una de las primeras referencias, bastante ambigua, sugiere la fecha del 1700 a.C., un milenio largo después de la introducción de las velas en las embarcaciones. Aun cuando la estimación fuera correcta, los molinos escasearon a lo largo de los 1000 años siguientes. En el siglo XII, sin embargo, los cruzados y viajeros se encontraron ya con una tecnología asentada en el Próximo Oriente. Es manifiesto que el uso de los molinos no se había ex-

1. MODERNO AEROGENERADOR basado en una concepción nueva definida por el ingeniero francés J.G.S. Darrieus, a quien debe su nombre. Inventado en la década de 1920, cayó en el olvido hasta que lo redescubrieron, en los años setenta, investigadores del National Research Council canadiense. El rotor Darrieus gira sobre un eje vertical, contrariamente a los molinos de viento convencionales, que lo hacen sobre un eje horizontal. Este conjunto de aerogeneradores Darrieus, o parque eólico, está ubicado en California.


FLOWIND







2. EVOLUCION DE LOS MOLINOS DE VIENTO ilustrada a través de tres máquinas antiguas separadas por siglos. El molino primitivo con rueda de palas (*a*) trabajaba sobre un eje vertical pero sin aprovechar la fuerza de sustentación del viento. Dependía de la fuerza de arrastre, como un velero con el viento en popa. Los molinos provistos de rotor de palas (*b*) se pusieron de moda al descubrirse que la fuerza de sustentación alcanzaba valores que multiplicaban de 10 a 50 veces las de arrastre si las superficies de las palas adquirían cierta inclinación. El molino de bombeo multipala con un sistema de protección automático (*c*) se desarrolló para las explotaciones agrarias de los Estados Unidos en la mitad del siglo XIX y se generalizó su uso. Entre las mejoras incorporadas destaca la cola pivotante, sujeta con un resorte, que permitía orientar al rotor hacia el viento, aunque automáticamente lo desviaba si se producía un vendaval.

tendido aún por entonces debido a los problemas, no resueltos, que presentaban la variabilidad y la dispersión del viento.

La variabilidad del viento puede aceptarse en aplicaciones que permitan el almacenamiento de la materia prima y del producto acabado, por ejemplo en la molienda del grano o el aserrado de la madera. El bombeo de agua para riego o el drenaje de zonas inundadas ofrecen también cierta flexibilidad. No obstante, los molinos de agua aportaban un suministro de energía más fiable donde esto era posible, y por eso los molinos de viento se encontraban sobre todo en los lugares donde no se disponía de energía hidráulica.

La dispersión de la energía del viento y la baja potencia obtenida en los molinos planteaban un problema que condicionaba cualquier aplicación, lo que requería soluciones técnicas. Estas se habían encontrado ya en los barcos de vela. Los navegantes habían descubierto desde hacía tiempo que un velero avanzaba más deprisa cuando el viento venía de lado que cuando venía de popa. La razón estribaba en la diferencia existente entre la sustentación y el arrastre. Cuando el viento incide lateralmente, se genera sobre la vela una considerable sustentación aerodinámica siempre que la velocidad del viento sea relativamente grande respecto a la de la vela, pero cuando el viento incide por la parte posterior, la velocidad relativa respecto a la de la vela y la del barco es pequeña. De la misma manera, un molino basado en la fuerza de sustentación puede producir, a igualdad de superficie vertical expuesta al viento, varias veces la potencia de otro constituido por una rueda con palas verticales, que únicamente aprovecha la fuerza de arrastre. Además, los basados en la fuerza de sustentación requieren menos material en las palas; por una razón: las palas de sustentación no necesitan cubrir toda el área interceptable, pues la barren continuamente. Por último, estas palas giran más deprisa, lo cual es una ventaja para el molino que tenga que incrementar la velocidad del eje mediante un multiplicador de velocidad (lo que sucede generalmente en los que accionan generadores eléctricos) a fin de funcionar correctamente.

La era de los molinos de viento en forma de hélice, basados en la fuerza de sustentación en las palas, comenzó probablemente cuando la construcción de los molinos llegó al oeste y se encontró con la industria de los barcos de vela en el golfo Pérsico y el Mediterráneo. Los molinos con rotor de vela móvil existentes en las islas mediterráneas presentan una estrecha semejanza con la vela de un pequeño barco.

Cuando la tecnología de los molinos avanzó hacia el oeste y hacia el norte, halló regiones con mayores velocidades del viento. Esto aceleró el desarrollo de palas más resistentes, fabricadas con entramados de madera para poder soportar una vela. La evolución de estos molinos queda manifiesta en los dibujos ingleses de la Edad Media y en las pinturas de los maestros holandeses.

La forma básica del rotor continúa siendo la misma; las graduales mejoras se introducen en el cambio de proporciones. El brazo principal de la pala, que sujetaba inicialmente el enrejado por el centro, fue desplazándose hacia el borde de ataque de la pala y finalmente acabó situándose a un cuarto de la cuerda (la cuerda es una línea que une el borde de ataque con el borde de fuga; por regla general, es hacia la cuarta parte de la cuerda donde se encuentra el centro de presiones de un perfil aerodinámico). A través de la experiencia y la observación, los constructores aprendieron que, colocado así, el vástago que soportaba la pala reducía la torsión de ésta cuando era impelida por el viento.

Durante el período medieval se produjo también un cambio estructural de

gran relevancia en el diseño de la torre. En los molinos colocados sobre una torre, los primeros que aparecieron en las tierras del norte, se tenía que mover a mano toda la torre cuando el viento cambiaba de dirección. Esto impedía que la base de la torre pudiese asentarse firmemente sobre un cimiento sólido; por tanto, ofrecía un soporte endeble. En los diseños posteriores la torre quedaba inmóvil, mientras la parte superior podía girar para orientarse hacia el viento. Este desarrollo permitió que el tamaño del molino aumentase considerablemente respecto a sus predecesores.

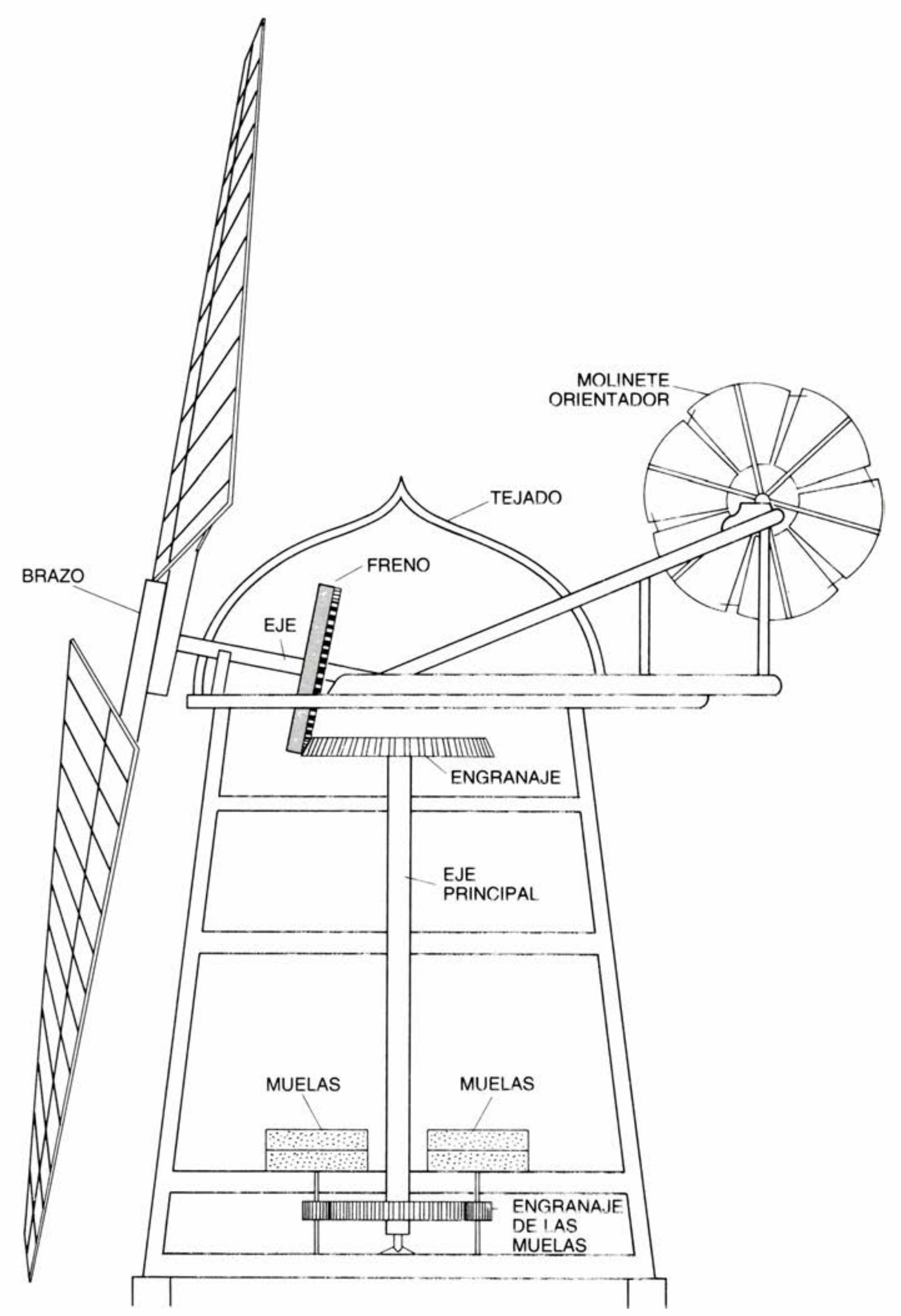
Otro perfeccionamiento que se fue introduciendo gradualmente desde hace 400 años se basaba en el descubrimiento de que la pala funciona mejor si está alabeada. Los constructores, por mera intuición al parecer, se dieron cuenta de que el alabeo compensaba el movimiento de la pala a distintas velocidades según la distancia al centro de giro: lentas cerca del eje y rápidas en el extremo. (En términos técnicos, la pala tiene diferentes velocidades tangenciales en función del radio.) Sin esta inclinación o alabeo el ángulo de la pala respecto al viento está lejos de ser el óptimo y se pierde parte de la potencia.

Los mayores refinamientos concernieron al perfil de la pala. En los molinos de Holanda del 1600, la adición de un canto inclinado en el borde de ataque de la pala originó el combado: se curva la sección de la cuerda. El combado dio a la pala mayor sustentación y menor rozamiento. En las postrimerías del siglo XIX, el borde de ataque, en los molinos ingleses, no sólo presentaba una curvatura así, sino que el perfil era más aerodinámico y el borde de ataque más sólido. La pala se había convertido en un elemento muy eficaz.

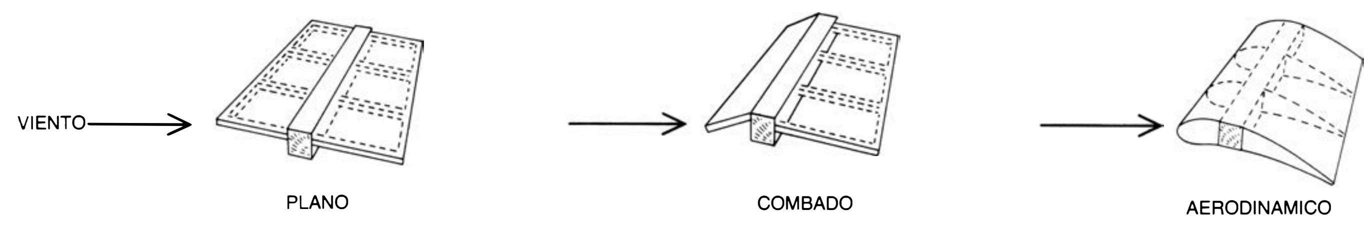
La lentitud de esta evolución debióse a la ausencia de una teoría y unos conocimientos claros sobre aerodinámica. Los tanteos y los errores, juntamente con la experiencia acumulada durante generaciones, posibilitaron un mayor dominio del diseño. Al propio tiempo, los parámetros económicos impulsaban el desarrollo de molinos mayores.

Uno grande puede ser más rentable que un molino pequeño; entre otras cosas, porque desarrolla más trabajo con el mismo personal. Por otra parte, existen una serie de límites prácticos que acotan el tamaño máximo. En los molinos del siglo XVIII, con palas hechas de madera y lona, el límite empírico superior del diámetro del rotor, para vientos vigorosos, era de 30 metros, con una potencia mecánica del orden de 40 kilowatt.

Otros factores económicos han continuado impulsando el aumento de tamaño de los molinos, especialmente el reciente interés en la producción de electricidad con aerogeneradores, y no tanto la molienda de grano o el bombeo de agua. Los actuales aerogeneradores experimentales han alcanzado cerca de 100 metros de diámetro del rotor. Precisaríamos aerogeneradores de tamaño mayor para la producción de electricidad en cantidades significativas, pero el incremento de tamaño trae consigo un aumento de costes estructurales que pueden rebajar los beneficios económicos. Una limitación que no permite por el momento aumentos de tamaño es la fatiga de los metales en la base de las palas, causada por la fuerza de la gravedad a lo largo de toda su estructura. Otro problema es el siguiente: a medida que se aumenta el tamaño, el área sólo se incrementa cuadráticamente, en tanto que debe incrementarse cúbicamente la masa de las palas. Así pues, existe un punto de re-



3. COMPONENTES DE UN MOLINO DE VIENTO: apenas si han variado desde hace 500 años. Una torre sirve de sostén a un rotor con palas que genera fuerzas aerodinámicas, similares a las producidas en las alas de los aviones, a fin de hacer girar el eje principal. El engranaje multiplicador proporciona al eje de potencia la velocidad adecuada para hacer funcionar las muelas, una bomba de agua o (tal como sucede en los modernos molinos de viento) un generador eléctrico. Los sistemas de control, el molinete en este caso, orientan el rotor en la dirección del viento, ajustan la potencia y evitan que el molino gire con excesiva velocidad. Los modelos actuales solamente han conseguido modificar la tecnología para llevar a cabo tales funciones.



4. EVOLUCION DE LA MORFOLOGIA DE LAS PALAS de acuerdo con los conocimientos sobre aerodinámica que han ido adquiriendo los diseñadores a lo largo del tiempo. Las primeras palas eran planas. El combado de la pala, que aumenta la fuerza de sustentación, se introdujo en el siglo XVII. Las palas modernas se fabrican de manera que produzcan mayores fuerzas de sustentación y menores rozamientos. Cada pala de las representadas en la ilustración muestra el tipo de brazo que las aguanta. Las palas antiguas estaban cubiertas de lona, mientras que las actuales se recubren de fibra de vidrio, metal o de madera.

torno en el rendimiento y un tamaño óptimo, que dependen de la aplicación a la que se destine el molino.

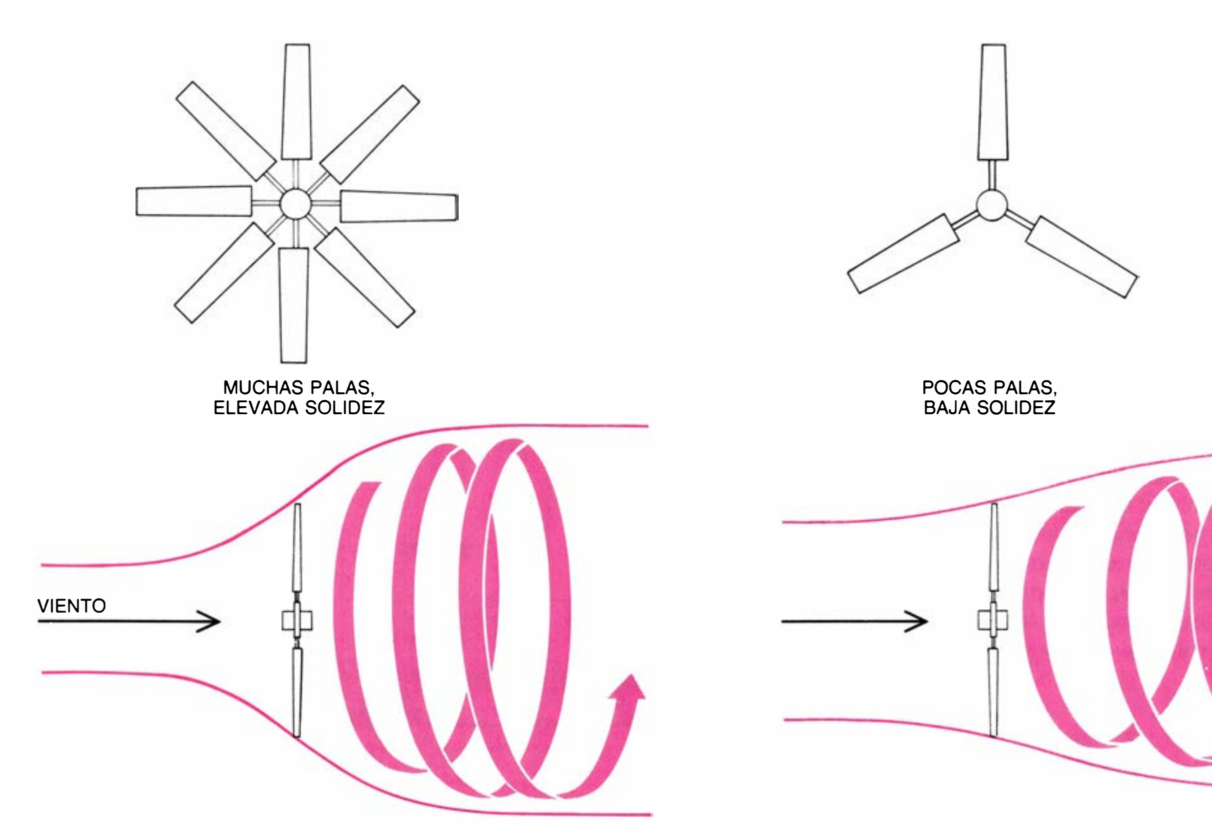
En cuanto a su estructura, los molinos han cambiado poco con el paso de los siglos. Un rotor similar a una hélice se coloca en lo alto de una torre; el eje del rotor ataca un mecanismo de engranajes que aumenta o disminuye la velocidad de giro en función del tipo de carga, y diversos sistemas controlan el número de revoluciones por minuto evitando velocidades excesivas durante los vendavales y orientando el rotor hacia el viento.

Los ingenieros que se ven en la necesidad de construir aerogeneradores eficientes para producir electricidad, han topado con los mismos problemas que los viejos maestros de antaño y han seguido el mismo camino. Los resultados más sobresalientes han sido el desarrollo de palas con avanzados perfiles aerodinámicos y el uso de nuevos materiales gracias a recientes avances en metalurgia y polímeros.

Un cambio más sutil en el diseño ha venido impuesto por el intento de hacer máxima la energía en vez del par de fuerzas. Los antiguos molinos de viento, usados para moler grano o bombear agua, debían arrancar bajo carga, y para ello es necesario que el rotor proporcione un par muy elevado que gire las muelas o eleve el agua. La tecnología actual de transmisión mecánica en general, y la de generación de electricidad en particular, han posibilitado el arranque de un aerogenerador bajo carga mínima que habrá de alcanzar luego una velocidad óptima de trabajo. Por tanto, ya no es necesario que las palas sean tan anchas que permitan al molino arrancar a plena carga y con baja velocidad del viento; pueden diseñarse para que operen óptimamente a cierta velocidad.

Un molino de viento habilitado para obtener el máximo rendimiento energético se distinguirá por sus palas esbeltas y rápidas; con paso variable, el perfil presentará una elevada relación entre el coeficiente de sustentación y el de arrastre. El molino ideal constará de muchas palas estrechas; ahora bien, los requerimientos mecánicos se satisfacen mejor con pocas palas, y a poder ser, anchas y gruesas. Así, se construyen rotores con tres, dos e incluso una pala. (Evidentemente, las palas únicas requieren un contrapeso de equilibrio.)

La alta velocidad de giro de las palas es necesaria para minimizar el par, ya que éste genera un torbellino de aire detrás del rotor que se lleva energía, lo



5. SOLIDEZ DEL ROTOR: indica la relación entre el área ocupada por las palas y la barrida por ellas en un giro. En los modernos molinos de viento la solidez tiende a disminuir. El rotor con palas anchas o con un gran número de ellas propende a desviar el viento alrededor de sí mismo y deja pasar menos, en consecuencia, a través de las palas. Una solidez alta implica también un elevado par de arranque, así como una velocidad de giro baja, lo cual significa que buena parte de la energía del viento se disipa en los torbellinos formados en la estela (*color*). Un rotor menos sólido, que tiene menos palas, rinde mucho más. El diámetro del tubo de corriente que intercepta el rotor, que es la porción de aire afectada, se indica con las líneas superior e inferior. (Dibujos de Alan D. Iselin.)

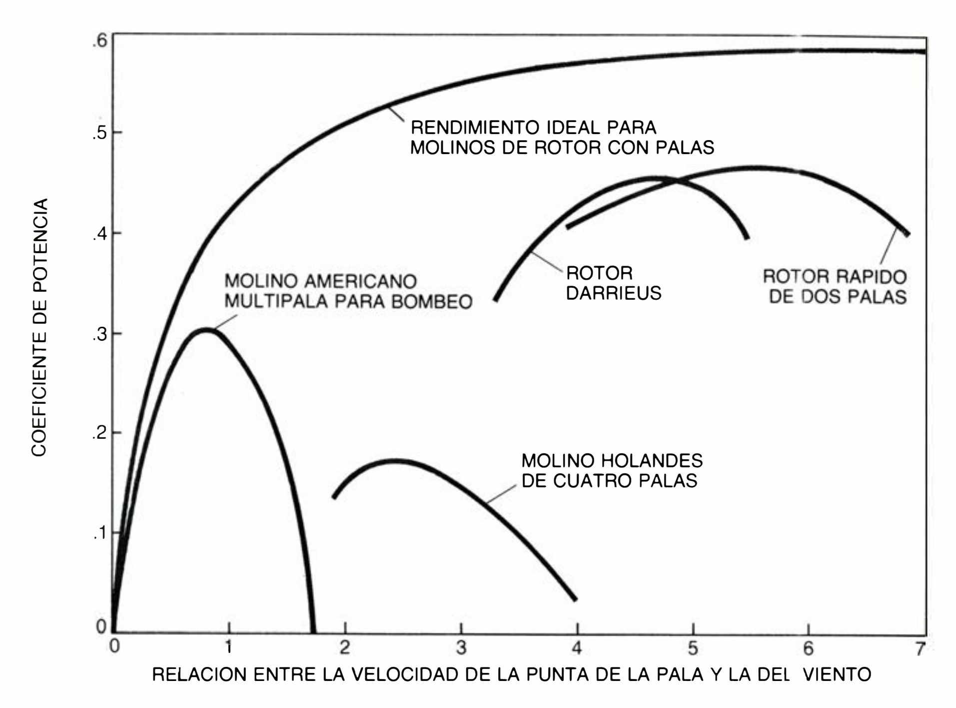
que disminuye la potencia disponible. Pero la velocidad también tiene un límite, ya que llega un momento en que el coeficiente de arrastre aumenta tanto que da al traste con un perfil demasiado rápido. Esto ocurre para velocidades de la punta de la pala entre un tercio y la mitad de la velocidad del sonido; la tendencia de la pala a comprimir el aire que la circunda provoca una pérdida de eficiencia y un excesivo ruido.

Los factores económicos priman las velocidades de giro elevadas. El coste de los elementos de un molino guarda bastante proporción con su peso. Un par elevado requiere unos componentes mecánicos pesados. La potencia es igual al producto del par por las revoluciones por minuto. A igualdad de tamaño, cuanto mayor sea la velocidad obtenida de una fuente de energía, tanto mayor será la potencia. En consecuencia, los actuales aerogeneradores giran más deprisa que los de décadas anteriores.

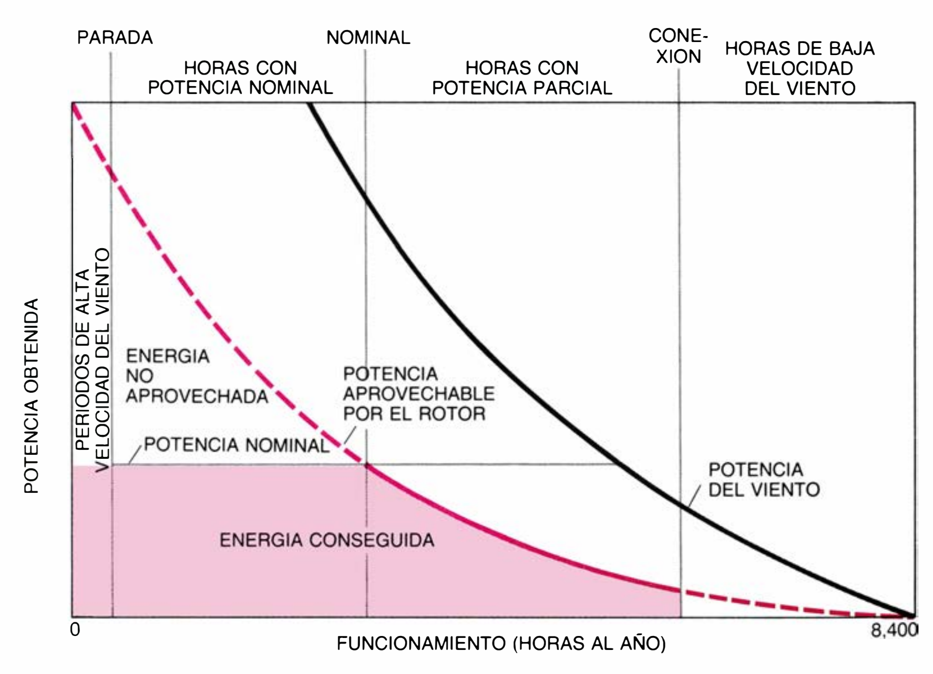
El rotor es uno de los pocos elementos diseñados para obtener energía que giran más lentamente que un generador eléctrico típico. (Las velocidades de giro nominales están entre las 1200 y las 1800 r.p.m.) Por tanto, se requiere una multiplicación, en vez de la usual disminución, entre el eje del rotor y la carga. Esto proporciona al diseñador otro motivo para aumentar la velocidad de giro y disminuir el par. La punta de una pala actual puede desplazarse a una velocidad por encima de los 450 kilómetros por hora para velocidades del viento de unos 30 kilómetros por hora. En otras palabras, la relación entre la velocidad de la punta de la pala y la del viento es de 15. (A esta relación se la denomina velocidad específica.)

Ahora bien, sucede que la velocidad específica-velocidad óptima es la misma para los rotores grandes que para los pequeños, puesto que la velocidad de la punta es igual al producto del radio por la velocidad angular. En virtud de ello, un rotor pequeño requiere que la velocidad de giro sea bastante más rápida que en uno grande para que tengan la misma velocidad tangencial en la punta de la pala y la misma velocidad específica. Pequeño o grande, un molino actual se nos ofrece menos consistente y sólido que otro antiguo, aunque mucho más rápido.

La investigación continúa tratando de mejorar la forma del perfil y la aerodinámica de la pala. Se pretende aumentar el coeficiente de potencia del rotor, que se define como la relación existente entre la potencia proporcionada por el aparato y la que contiene el viento en la superficie barrida por el rotor. Estamos asistiendo a grandes cambios en el control de los rotores. Se presentan cuatro problemas básicos. El primero es que, cuando soplan vientos flojos, el aerogenerador debe pararse, a fin de evitar que las pérdidas por rozamiento sean superiores a la energía producida. Segundo: el rotor debe extraer la máxima cantidad de energía con vientos medios y fuertes. Si el rotor frena excesivamente al viento, gran parte del mismo se desviará en exceso del rotor, y si éste no frena al viento entonces se derrochará la energía contenida en el viento. (Se alcanza un punto óptimo cuando el viento ve frenada su velocidad en un factor de dos tercios, resultando que el valor máximo teórico del coeficiente de potencia es de 0,593. El valor típico de este coefi-



6. RENDIMIENTO DE LOS ROTORES con diferentes tipos de palas; se compara aquí en función del coeficiente de potencia. El coeficiente de potencia es el cociente entre la energía útil extraída y la energía cinética contenida en el viento en el área barrida por el rotor. La velocidad específica es el cociente entre la velocidad de la punta de la pala y la del viento libre. La tendencia seguida en el diseño de los aerogeneradores se orienta hacia rotores de pocas palas y, además, estrechas, puesto que así la velocidad de giro tiende a aumentar. La elevada velocidad de giro y la baja solidez de los rotores han reducido las pérdidas de potencia en los torbellinos de la estela, el peso de los componentes estructurales y el coste de los aerogeneradores.



7. ENERGIA PRODUCIDA durante un año por un aerogenerador (*zona en color*). La línea negra representa la energía contenida en el viento. El ingeniero de aerogeneradores trata de maximizar no sólo la cantidad de energía producida, sino también la cantidad de horas durante las cuales la máquina está funcionando.

ciente para un rotor actual es de 0,4.) El tercer problema consiste en la regulación de la potencia durante los vientos fuertes, no proporcionando al generador eléctrico más de la que pueda soportar. El cuarto consiste en las protecciones frente a los vendavales para evitar daños estructurales, lo que generalmente se consigue parando el rotor.

El sistema de control debe llevar a cabo todas esas tareas a través de palas de paso variable, alerones, frenos aerodinámicos, mecanismos de orientación, frenos y otros dispositivos afines. El sistema alcanzará el suficiente grado de "inteligencia" como para seguir la gran variabilidad del viento sin que le afecten condiciones instantáneas extremas. Este objetivo se consigue actualmente con el uso de microprocesadores de control, baratos. Todo esto queda muy lejos del uso de cúpulas móviles, resortes mecánicos y la habilidad del operario, que constituían el sistema de control de los molinos del pasado.

Los molinos con rotor en forma de hélice no son los únicos, sino que hay muchos otros diseños alternativos. Durante la crisis del petróleo de la pasada década, en el Departamento de Energía de los EE.UU. se recibían cada semana varios modelos de molinos de viento no convencionales, pero muy pocos ofrecían posibilidades para futuros avances técnicos. Como destacables, se pueden citar algunas ingeniosas propuestas de plegado de los molinos durante las tormentas, otras para adaptar la carga a la potencia del viento y varias más de diseño de aparatos de eje vertical.

Entre las últimas, el diseño de mayor éxito es el basado en el redescubrimiento de un concepto avanzado en 1920 por el ingeniero francés J.G.S. Darrieus. El aparato parece un batidor de claras de huevo puesto de pie. Gracias a su simplicidad mecánica y fácil mantenimiento (todos los mecanismos y dispositivos mecánicos están a ras del suelo), está demostrando que es competitivo con los aerogeneradores con rotor de hélice. Dos empresas están fabricando aerogeneradores Darrieus para los parques eólicos de California. Tanto en Canadá como en Inglaterra se están desarrollando otros tipos de aerogeneradores de eje vertical.

Teniendo en cuenta que en la mayoría de países industrializados se obtiene electricidad a partir del petróleo, del uranio, del gas o del agua embalsada, uno puede preguntarse cuál es el papel que puede cumplir la energía eólica. Por el momento se usa para abastecer energéticamente sistemas convencionales, pero puede llegar a desempeñar un papel mucho más importante, al menos en los países en vías de desarrollo.



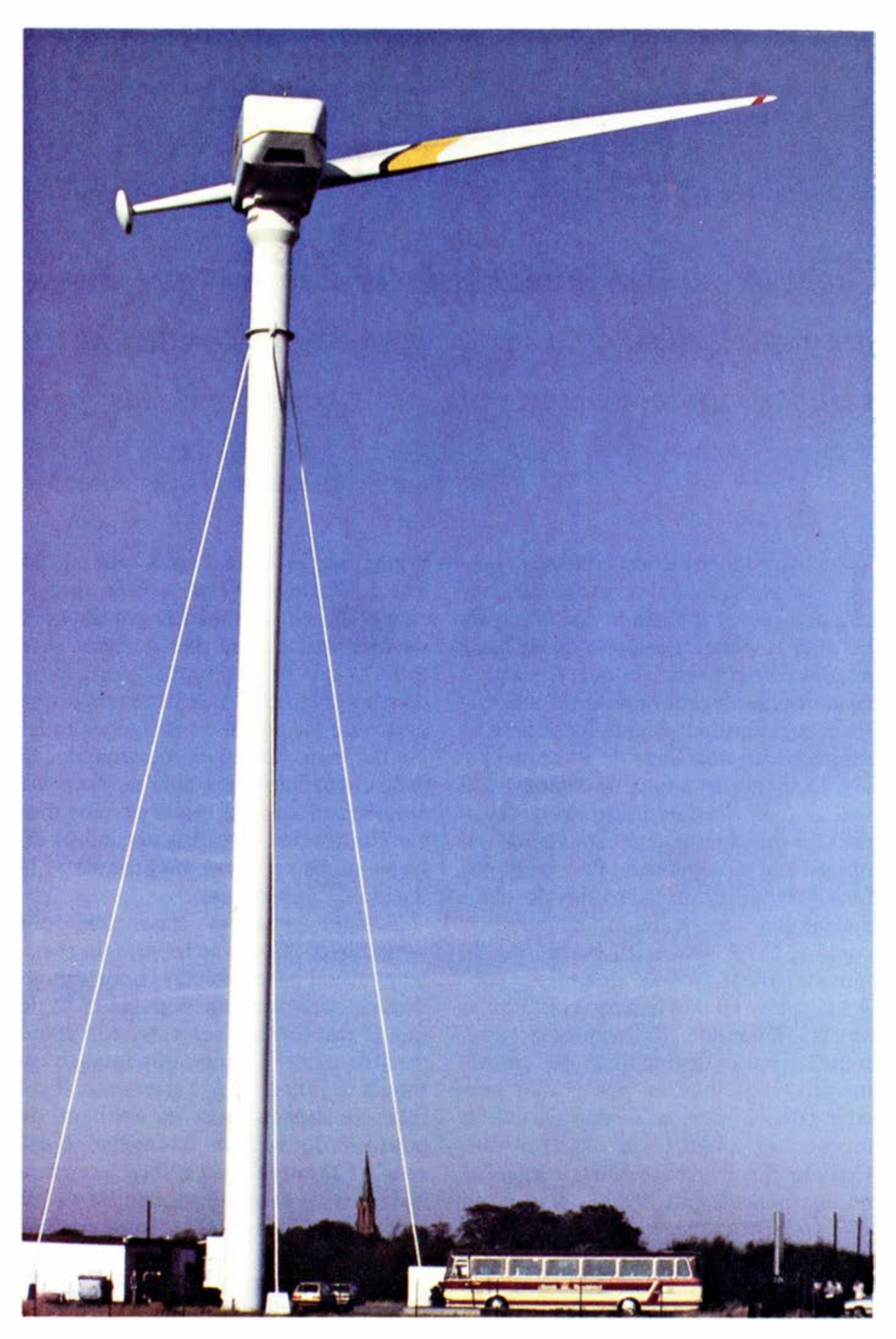
8. PARQUE EOLICO de California, formado por un bosque de aerogeneradores conectados a la red eléctrica. En este estado, se han instalado, desde 1982, más de 13.000 turbinas, que han producido una energía equivalente a un millón de barriles de petróleo. (Fotografía cedida por el Solar Energy Institute.)

Es un hecho que va en aumento el número de aerogeneradores conectados a las redes de distribución eléctrica. Los aerogeneradores o los parques eólicos están distribuidos en grandes áreas para que las oscilaciones de potencia eléctrica producida en alguno de los equipos no altere el valor medio del conjunto de aerogeneradores. Así que las centrales eléctricas convencionales sólo deben hacer frente a las variaciones medias de la potencia eólica. Para las empresas eléctricas los aerogeneradores representan un ahorro de combustibles fósiles, reduciendo su gasto en las centrales cuando sopla el viento.

Se prevén diferentes tendencias a largo plazo en el desarrollo de los aerogeneradores. La primera de todas es la gradual disminución de los costes y el incremento de la fiabilidad mecánica, al igual que ha sucedido en todo tipo de máquinas que se han desarrollado a lo largo de generaciones y producidos a gran escala. Todas las máquinas van creciendo en potencia. Hace sólo unos años, un aerogenerador doméstico tenía una potencia de un kilowatt; actualmente proporciona alrededor de los 10 kilowatt. Los aerogeneradores de parques eólicos avanzaron desde los 25 a los 200 kilowatt o más. La investigación y el desarrollo han permitido aumentar las potencias de los aparatos experimentales desde unos cientos de kilowatt hasta más de tres megawatt.

Los desarrollos más prometedores, sin embargo, no son los que atañen al aumento de potencia ni a las nuevas invenciones, sino los que conducen a la reducción de costes de materiales y de fabricación. A medida que los aerogeneradores aumentan de tamaño, el rotor se lleva un porcentaje mayor del coste total. Por tanto, el desarrollo de un proceso de fabricación eficaz y económico es crucial para el éxito del aerogenerador. La investigación en nuevos materiales se centra sobre todo en los que componen las palas, entre los que merecen ser destacados los revestimientos de metales tensados, los plásticos reforzados con fibra de vidrio y las maderas recubiertas con epoxy y resistentes al agua. Por otro lado, se han experimentado nuevas formas de rotores con mayor simplicidad estructural. Entre ellos destaca un rotor en el que dispone de paso variable en el extremo de la pala, manteniendo fijo el paso del resto de ella.

Los sistemas refinados de control van desplazando progresivamente a los mecanismos "simples y baratos" considerados como convencionales, con lo que el coste del control disminuye en relación con los aumentos de prestaciones que se alcanzan cuando el aerogenerador funciona con un mayor rendimiento.



9. AEROGENERADOR DE UNA SOLA PALA que recibe el nombre de Monopterous. Esta estructura experimental ubicada cerca de Bremerhaven (República Federal de Alemania) representa la cota más alta de los nuevos diseños encaminados a la búsqueda de mayor velocidad, menor superficie de palas y menos coste.

Las necesidades energéticas de los países en vías de desarrollo, que se satisfacen mayoritariamente con petróleo, podrán constituir un campo muy fértil para la implantación de la energía eólica, especialmente si tenemos en cuenta que mejora la tecnología de los grandes aerogeneradores. Ni siquiera en los Estados Unidos, la actual abundancia de petróleo puede durar indefinidamente, y es probable que la generación de energía eólica se convierta en un sistema más. En California, se han instalado en los últimos tres años los suficientes aerogeneradores como para producir el 2 por ciento de la energía eléctrica, aunque sólo proporcionan el 1 por ciento del total de la red. Aunque estos porcentajes parezcan pequeños, representan una energía de más de 600 millones de kilowatt-hora. Quizá dentro de unas generaciones los molinos de viento constituyan la importante fuente de energía de siglos atrás.

Percepción del movimiento aparente

Cuando el movimiento de un objeto que se ve intermitentemente resulta ambiguo, el sistema visual resuelve la confusión mediante algunos ardides que reflejan un conocimiento preformado de las propiedades del mundo físico

Vilayanur S. Ramachandran y Stuart M. Anstis

Los productores de películas cinematográficas, de programas televisivos y hasta los de anuncios luminosos vienen contando desde hace mucho con el hecho de que el sistema visual humano está dotado de una curiosa peculiaridad: cuando pasa ante él rápidamente una serie de imágenes fijas, la mente es capaz de "llenar" los vacíos que quedan entre esos "cuadros" e imaginarse que está viendo un objeto en movimiento. Por ejemplo, una serie de flechas de tubo de neón encendidas sucesivamente se perciben como si fuese una única flecha que se moviera trasladándose por el espacio. A la ilusión del movimiento continuado se la denomina "movimiento aparente", para distinguirla del movimiento "real" que un observador percibe cuando por su campo visual se mueve un objeto sin interrupción. Cuando Sir Laurence Olivier aparece en una película practicando la esgrima está en movimiento aparente, mientras que la persona que atraviesa la sala de cine y pasa por delante de la pantalla se mueve con movimiento real.

Durante el casi un siglo que ha transcurrido desde la invención del cinematógrafo los directores de cine y televisión se las han ingeniado para crear numerosas ilusiones de movimiento, pero en sus progresos se han guiado principalmente por la experiencia ordinaria y la improvisación. Sólo ahora está comenzando la investigación psicológica a describir los mecanismos por cuyo medio el sistema visual (la retina y el cerebro) percibe el movimiento aparente.

El punto de partida de nuestras propias investigaciones fue la premisa, propuesta por Bela Julesz, de los Laboratorios AT&T Bell, y Oliver J. Braddick, de la Universidad de Cambridge, según la cual para que un objeto intermitentemente visible se perciba como en movimiento continuo, el sistema visual tiene que detectar ante todo lo que se denomina "correspondencia". Esto es, ha de determinar qué partes de las sucesivas imágenes reflejan un único objeto en movimiento. Si cada encuadre difiere sólo un poco del anterior, el sistema visual percibe movimiento; si los sucesivos encuadres difieren mucho entre sí, suele anularse la ilusión de movimiento.

Nuestra pregunta clave fue, por tanto, esta: ¿Cómo se las arregla el sistema visual para detectar la correspondencia? Una opinión popular es la de que el cerebro lo hace actuando como un ordenador. Cuando una imagen estimula la retina, el ojo transmite al cerebro la imagen como un conjunto de puntitos de variada intensidad luminosa. Entonces el cerebro compara cada uno de esos puntos con los de los conjuntos sucesivos. Mediante complicados cómputos, el cerebro acaba por discernir que esa serie de puntos que ha ido comparando componen un mismo objeto que ha cambiado de posición, que se ha movido. Los intentos de construir máquinas que "vean" suelen basarse en ese principio.

Tal esquema parece bastante lógico cuando la muestra presentada es simple y no ambigua. Por ejemplo, si en un encuadre aparece un puntito y en el encuadre siguiente aparece otro puntito idéntico pero situado ligeramente a la derecha, el sistema visual no tarda en identificar el punto del primer encuadre como un objeto, y lo encontrará de nuevo, desplazado, en el segundo [*véase la figura 2*].

Pero el esquema se hace problemático cuando debe detectarse la correspondencia entre muestras más complicadas. Supóngase, por ejemplo, que se trata de dos puntos idénticos alineados verticalmente en la pantalla de un ordenador, o de un aparato de televisión, que se sustituyen luego por otros dos puntos iguales, sólo que algo desviados hacia la derecha. En teoría el sistema visual se halla ahora frente a dos posibles correspondencias: podría verse a los dos puntos correr horizontalmente hacia la derecha con trayectorias paralelas, o bien trasladarse en diagonal, en cuyo caso sus trayectorias tendrían que cruzarse. En la práctica los observadores ven siempre los puntos moviéndose con trayectorias paralelas, nunca cruzadas.

En otra muestra, la primera imagen la constituye una multitud de puntos generados aleatoriamente mediante ordenador; luego, para crear la segunda imagen, se recorta en el centro de la primera una zona cuadrada y se traslada ésta ligeramente en sentido horizontal [*véase la figura 3*]. A simple vista, la segunda imagen parece idéntica a la primera y sin ningún cuadrado central separado. A continuación se superponen las imágenes y después se las va alternando rápidamente, con lo que los puntos más externos, registrables en perfecta correspondencia, parecen mantenerse inmóviles. La zona central, en la que los puntos no pueden registrarse de igual modo, parece moverse: percíbese un cuadrado bien delimitado que oscila de un lado a otro.

Para producir estas dos ilusiones mediante comparaciones puntuales, el cerebro tendría que hacer algo así como invalidar cientos de posibles equivalencias, considerándolas falsas. Aunque puede que el cerebro compare laboriosamente todos los puntos y someta luego las equivalencias a una serie de pruebas eliminatorias, nuestra investigación sugiere un enfoque entera-

mente distinto para detectar la correspondencia: el sistema visual aplica estrategias que limitan el número de pares que ha de considerar el cerebro, y de esta suerte evita el que sean necesarias complejas comparaciones punto por punto.

Creemos que la percepción del movimiento aparente está controlada, en los primeros estadios del proceso visual, por medio de lo que constituye una bolsa de tretas que el sistema visual humano ha ido adquiriendo por selección natural durante millones de años de evolución. La selección natural es intrínsecamente oportunista. Es probable que el sistema visual echara por los aludidos atajos visuales no porque estos fuesen matemáticamente elegantes o estéticamente atractivos, como algunos querrían sugerir, sino, simplemente, porque resultaban eficaces. (A esta idea la llamamos teoría utilitaria de la percepción.) En el mundo real



1. SERIE DE INSTANTANEAS (*de arriba abajo y de izquierda a derecha*) que capta un estornudo. Proceden de una primitiva película filmada hacia 1890 en el laboratorio de Thomas A. Edison. Para percibir el movimiento, cuando le son presentadas imágenes fijas como éstas, el sistema visual tiene que detectar ante todo la correspondencia que pueda existir entre ellas: ha de identificar los elementos de los sucesivos fotogramas como si fuesen un solo objeto en movimiento.

todo lo que se mueve es potencialmente depredador o presa. De ahí que el ser capaz de detectar rápidamente el movimiento y distinguir qué se mueve y cómo y en qué sentido se mueve, resulta decisivo para la supervivencia. Por ejemplo, la capacidad para ver movimiento aparente entre imágenes muy separadas puede resultar particularmente importante al detectar el movimiento de animales que se ven intermitentemente, como ocurre cuando se mueven tras una pantalla de follaje o tras el tronco de un árbol.

Uno de los recursos del sistema visual es el de entresacar los rasgos más salientes (así agrupaciones de puntos en vez de puntos aislados), distinguiéndolos del conjunto de una muestra compleja, y después buscar precisamente esos rasgos en las imágenes sucesivas. Ello reduce en importante proporción el número de comparaciones potenciales y así se acelera el proceso perceptual; al fin y al cabo, la probabilidad de que dos porciones de una escena visual sean similares es mucho menor que la probabilidad de que lo sean las intensidades luminosas de dos puntos.

Entre los rasgos que el sistema visual tal vez extraiga de las imágenes se cuentan los perfiles nítidos y los ribetes o manchas de claridad y oscuridad; a estos últimos se los llama técnicamente áreas de baja frecuencia espacial. Hemos evaluado cada uno de ellos y hemos encontrado que es probable que el sistema visual detecte la correspondencia entre regiones de frecuencias espaciales similarmente bajas antes de detectar perfiles o bordes agudos con más detalle. En otras palabras, es probable que el sistema visual notifique mucho antes una mancha oscura que se mueva por el bosque que el perfil de un árbol concreto que pueda mecer la brisa.

Para demostrar ese principio presentamos inicialmente, durante una décima de segundo, un cuadrado blanco sobre un fondo negro y, a continuación, lo remplazamos por el perfil de un cuadrado equivalente, puesto a la izquierda, y un círculo blanco a la derecha. (En todos los experimentos descritos en este artículo se les presentaron las imágenes a los observadores a velocidades demasiado rápidas para que pudiesen pensar; se hizo así para eliminar el influjo de la cognición de orden superior y concentrarnos sobre los procesos responsables del comienzo mismo de la percepción.) ¿Vería el observador moverse el cuadrado blanco hacia el perfil cuadrado esquemático (que tenía las esquinas igual de puntiagudas que el primero) o hacia el círculo (que tenía la superficie del mismo color que aquel primer cuadrado)? Los sujetos de la experimentación percibieron casi siempre este último efecto, prueba de que el sistema visual tiende a comparar áreas de luminosidad semejante con preferencia a perfiles nítidos.

Otro rasgo que al sistema visual le aparece destacado es la textura. Nuestro grupo, y el de nuestros colegas de la Facultad de Medicina Stanley de Madrás, India, presentó a los sujetos dos imágenes consistentes en muestras de puntos diseminados al azar; cada imagen contenía un cuadrado cuya textura visual difería de la de su entorno [*véase la figura 5*]. El cuadrado interior de la segunda imagen era del mismo tamaño y de la misma textura que el de la primera, sólo que se le había hecho girar 90 grados y se había desplazado ligeramente en sentido horizontal.

Obviamos la posibilidad de que pudiera detectarse la correspondencia a partir de datos no texturales asegurándonos de que, superpuesta entre las dos imágenes, no existiera una correlación punto a punto, y de que la luminosidad media fuese la misma en las texturas internas que en las externas. Podíamos predecir, por tanto, que si un cambio de textura (como el que se daba entre las zonas internas y externas de las imágenes) es un rasgo que capacita al sistema visual para detectar la correspondencia, los observadores verían oscilar el cuadrado interior cada vez que se alternaran rápidamente las dos imágenes. Si, por otro lado, la textura no ayudara a detectar la correspondencia, los observadores verían sólo "ruido" visual y no un movimiento coherente. Pues bien, lo que los observadores percibieron fue la oscilación del cuadrado, indicio de que la textura es, en efecto, un dato importante para la detección de la correspondencia por el observador.

No hay duda de que el mecanismo destinado a percibir el movimiento aparente acepta diversas entradas de datos para detectar la correspondencia. Hemos comprobado una preferencia por fijarse en las frecuencias espaciales bajas y en las texturas; otros investigadores, entre ellos Shimon Ullman, del Instituto de Tecnología de Massachusetts, han encontrado que, en determinadas circunstancias, las terminaciones lineales y los perfiles nítidos o bordes agudos sirven también de señal. Quizás el sistema visual perciba los datos de movimiento de modo jerárquico, explorando primero los rasgos más burdos y sólo después los más finos, algo así como procede el histólogo que, cuando mira por el microscopio, lo hace primero a bajo aumento, para ir luego pasando a mayores poderes de ampliación. Un detalle experimental que corrobora esta opinión es que, en el ensayo citado, los sujetos ven a veces que el cuadrado blanco se mueve hacia el cuadrado esquemático, pero esto sólo cuando las imágenes se presentan lentamente y queda tiempo para escrutarlas.

Al ardid de entresacar los rasgos sa-

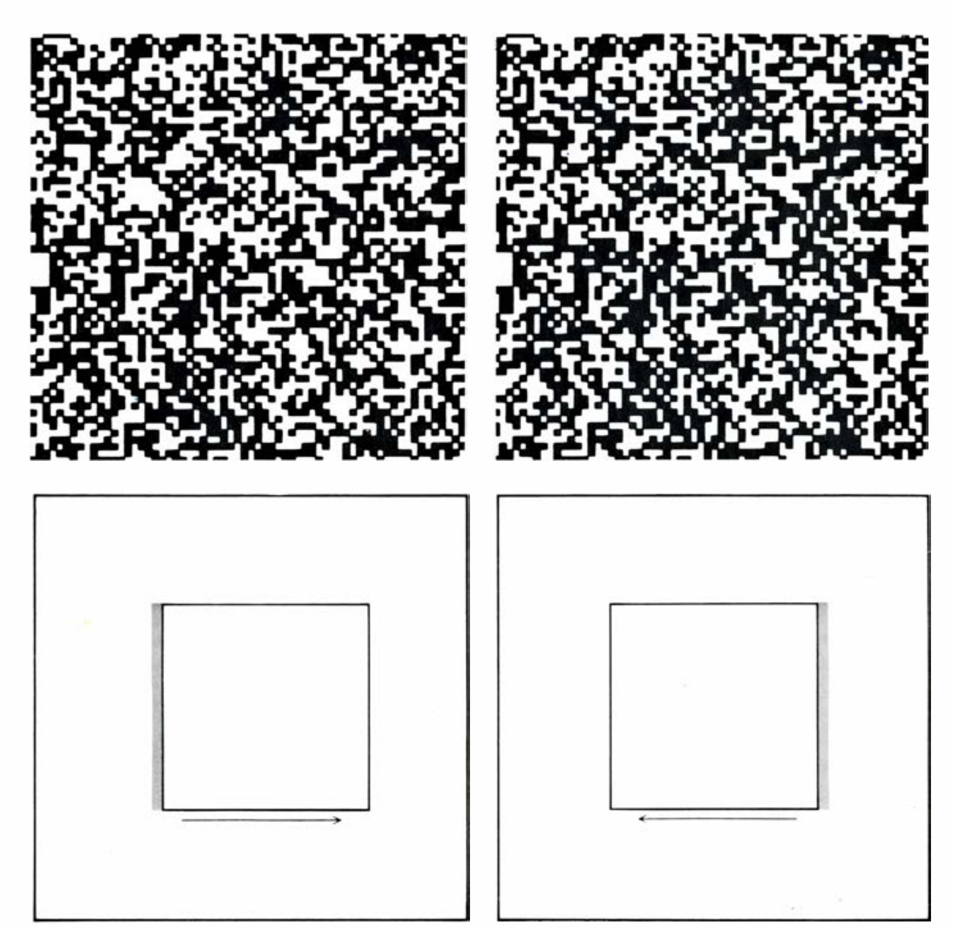
a
1
2

b
1
2
1
2

2. PRESENTACIONES DE PUNTOS que producen ilusión de movimiento. En el caso más sencillo posible (*a*) se presenta brevemente en la pantalla de un ordenador un único punto luminoso (*aquí en negro*) y acto seguido se sustituye por otro punto idéntico desplazado a la derecha (*color*). Los números indican el orden de presentación. En vez de ver dos puntos separados, el observador percibe el primer punto como moviéndose horizontalmente (*flecha*). Un despliegue algo más complejo (*b*) resulta ambiguo: puede interpretarse de dos modos. Se muestran dos puntos alineados verticalmente (*negro*) y luego se los remplaza con un par idéntico pero desplazado un poco a la derecha (*color*). En teoría, puede parecer que los dos puntos primeros se mueven siguiendo líneas paralelas y horizontales (*flechas continuas*), o bien que se mueven diagonalmente (*flechas a trazos*). En la práctica, los observadores ven siempre el movimiento horizontal, hecho éste que suscita una cuestión: ¿cómo detecta el sistema visual la correspondencia cuando se halla enfrentado a la ambigüedad? Las pruebas indican que lo hace extrayendo de las imágenes los rasgos sobresalientes y limitando los movimientos "legales" a los que se ajustan a ciertas leyes universales de la materia y del movimiento.

lientes el sistema visual suma el de limitar las equiparaciones que vaya a tener en cuenta a aquellas que aporten percepciones de movimiento que sean sensibles o puedan ocurrir en el mundo de las realidades tridimensionales. En otros términos, según sugirió David Marr, del MIT, el sistema visual da por supuesto que el mundo físico no es un revoltijo caótico y amorfo, y saca buen partido de las propiedades físicas predecibles de ese mundo. Por ejemplo, si los pares de puntos que saltaban fuesen en realidad rocas, chocarían si se moviesen en diagonal y a un mismo nivel, con lo que nunca llegarían a los ángulos opuestos; la única percepción lógica del movimiento de los puntos es, por consiguiente, la de que los dos puntos del primer cuadro se mueven en sentido paralelo para llegar a las posiciones que ocupan en el segundo encuadre. Ahora bien, si se miran esos puntos a través de un estereoscopio (visor con dos lentes) y parecen hallarse en planos separados, los observadores los ven cruzarse; en el mundo real, los objetos situados en diferentes planos (como los aviones que vuelan a diferentes altitudes) pueden, en efecto, cruzarse sin colisionar.

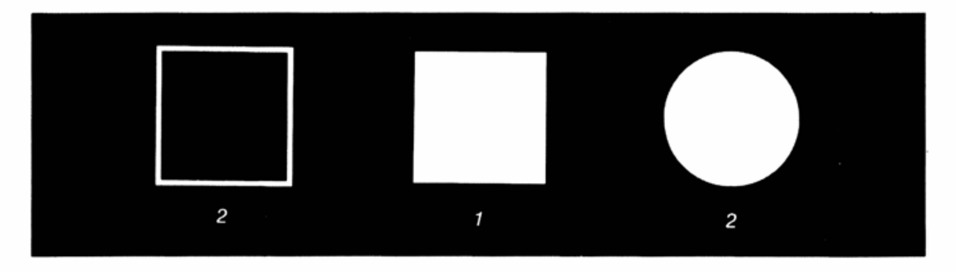
Para someter a crítica la noción de que el sistema visual supone que el mundo tiene orden, presentamos a los sujetos varias muestras móviles susceptibles de más de una interpretación y observamos cómo resolvían los sujetos la ambigüedad. Hallamos así que una de las reglas que aplica el sistema visual viene a ser como una reminiscencia de la primera ley newtoniana del movimiento, a saber, que los objetos en movimiento tienden a prolongarlo en línea recta. El sistema visual percibe movimientos lineales más que cambios bruscos de dirección.



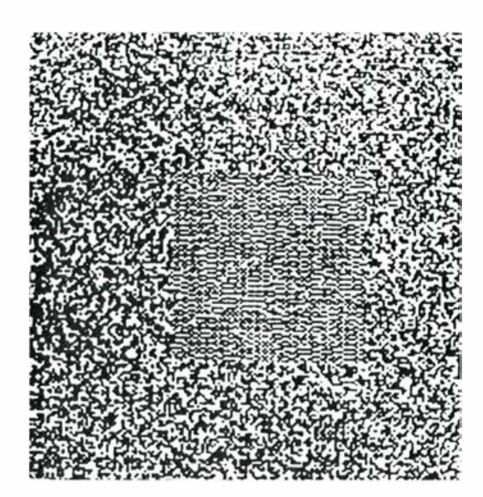
3. IMAGENES COMPUESTAS DE PUNTOS DISPERSADOS AL AZAR (*arriba*) que producen movimiento aparente cuando se las superpone y se las presenta alternativamente. Estas dos imágenes, generadas por ordenador, son idénticas salvo en que los puntos de una zona central de la segunda (*derecha*) están algo corridos hacia la izquierda respecto de la posición que ocupan esos mismos puntos en la primera (*izquierda*), según se representa esquemáticamente debajo. En cada imagen por separado no se distingue ningún cuadrado central, pero, cuando se las superponen alternadamente, percíbese un cuadrado central que oscila horizontalmente, destacándose sobre un trasfondo fijo. Los primeros en introducir muestras de puntos generadas por ordenador fueron Bela Julesz, de AT&T Bell, y Donald MacKay, de la Universidad de Keele.

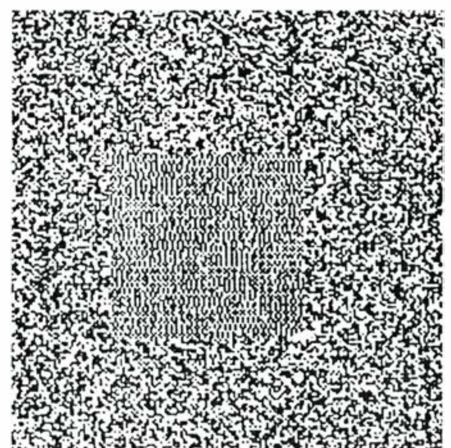
Demostramos el poder de esa regla mediante una ilusión en la que se hacía uso de un "cuarteto biestable": dos puntos presentados brevemente en los extremos de la diagonal de un cuadrado y a continuación remplazados por puntos idénticos en los extremos de la otra diagonal. Los cuartetos biestables pueden percibirse de dos modos, algo parecido a lo que ocurre con el conocido cubo de Necker, que los observadores ven oscilar entre dos perspectivas. Con una frecuencia aproximadamente igual, los observadores de un cuarteto biestable ven dos puntos que oscilan horizontalmente o dos puntos que lo hacen en vertical.

Introdujimos el cuarteto biestable en la parte central de dos hileras horizontales de puntos que parecían fluir en sentido contrario [*véase la figura 7*]. Sólo quedaba a la vista un punto de cada hilera. Cuando los puntos, en su fluir, llegaban al centro de la pantalla, el cuarteto biestable se hacía visible. Teóricamente, en ese momento a los observadores tanto podía parecerles que los puntos seguían avanzando en sentido horizontal como que daban un giro de 90 grados seguido de otro igual, formando dos trayectorias en U. En la práctica, los observadores captaban invariablemente el fluir horizontal, señal de que la tendencia a ver el movimiento lineal superaba a la disposición a ver moverse verticalmente los puntos



4. RASGOS DE OBJETOS que podrían extraerse para detectar correspondencia, sometidos a comparación en el experimento que se ilustra. Muéstrase un cuadrado pleno (*centro*) destacando sobre un fondo oscuro y, a continuación, se remplaza (*a la izquierda*) con los trazos del contorno de un cuadrado y (*a la derecha*) con un círculo pleno. Ante esas imágenes, el observador suele ver que el cuadrado se mueve hacia el círculo, en vez de hacia el contorno cuadrado, lo cual sugiere que inicialmente es superior la probabilidad de que se detecten superficies oscuras o claras (bajas frecuencias espaciales) que la de bordes o contornos detallados.



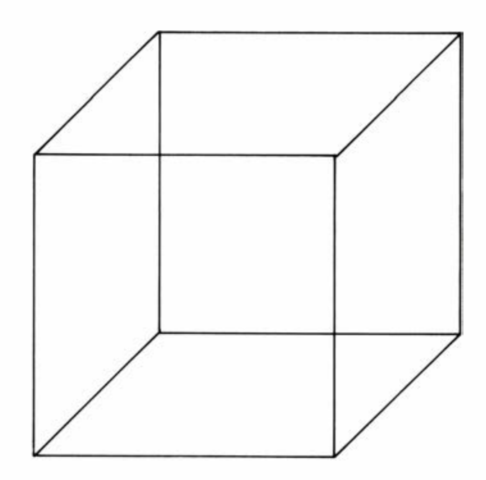


5. LOS DESPLIEGUES TEXTURALES aquí mostrados se generaron por ordenador. Al superponerlos alternadamente demuestran que la textura visual puede servir de indicio para detectar la correspondencia. Los cuadrados interiores, desplazados uno respecto del otro en horizontal, difieren de las zonas exteriores en textura, pero no en grado de claridad, con lo que se elimina la posibilidad de que a partir de ésta se detecte la correspondencia. Además, los puntos de la imagen derecha no se corresponden con los de la otra, eliminándose así la posibilidad de que se detecte la correspondencia mediante la comparación punto por punto. El hecho, pues, de que los observadores vean un cuadrado interior que oscila horizontalmente al alternarse las imágenes sólo puede explicarse por la capacidad del sistema visual para detectar cambios de textura.

del cuarteto. Sólo se apreciaba el movimiento en forma de U cuando las hileras paralelas se disponían muy cerca una de otra; en esa situación, la ley de Newton entraba en conflicto con una tendencia contraria a ver movimiento entre los puntos idénticos más próximos.

El principio de proximidad va cobrando mayor poder según los objetos se mueven más cerca unos de otros.

Una segunda regla que limita las posibilidades en favor de la correspondencia es la de que se supone que los objetos son rígidos; es decir, se da por admitido que todos los puntos de un objeto que se mueve avanzan sincrónicamente. Imaginémonos un leopardo que salta de la rama de un árbol a la de otro. De acuerdo con la ley de la rigidez, el observador que capta cualquier rasgo llamativo del leopardo, como su característica silueta (o incluso lo moteado, o la baja frecuencia espacial, de las manchas de su pelaje), y encuentra ese mismo rasgo en un segundo encuadre, no tiene necesidad ninguna de comparar además todas y cada una de las manchas negras del animal. Sin percibir puntualmente cada mancha del leopardo, esa persona da por supuesto que todas ellas (de hecho todas las partes del leopardo) se mueven en sincronía con el rasgo o características más sobresalientes; las correspondencias que sugieran que las manchas del leopardo pueden salir saltando en todas las direcciones ni siquiera se toman en consideración.



6. CUBO DE NECKER, así llamado por el naturalista suizo Louis A. Necker. Al observador le parece que oscila entre dos perspectivas alternativas.

Se demostró la regla de la rigidez en un experimento en el que se alternaban en un ciclo continuo dos muestras, no relacionadas entre sí, de punteado aleatorio, exponiéndose cada imagen medio segundo [*véase la figura 8*]. Los observadores veían un movimiento incoherente y al azar, muy afín al de la "nieve" que aparece en la pantalla del televisor cuando no recibe señal. Se añadía entonces una estrecha banda de puntos al borde izquierdo de cada muestra. El "grano" de los puntos de esas bandas era igual que el del resto de las muestras, sólo que la banda añadida a la segunda era más ancha que la añadida a la primera, de tal modo que los márgenes izquierdos de las nuevas imágenes no se alineaban ya uno con otro. Al alternar de nuevo las imágenes, el margen izquierdo parecía ir de un lado a otro. Sorprendentemente, de pronto el despliegue entero parecía moverse en sincronía con el margen cual si se tratara de una lámina rígida. A ese efecto lo llamamos captura del movimiento. Un movimiento aparentemente no ambiguo, como el que se aprecia en el borde izquierdo de las imágenes, "captura" fragmentos que se mueven ambiguamente, porque el sistema visual tiende a suponer que todas las partes que se mueven constituyen partes de un único objeto, cuyas características superficiales se mueven sincrónicamente.

Otro experimento ulterior demostró también el fenómeno del movimiento capturado y, en particular, la capacidad de las bajas frecuencias espaciales para efectuar tal captura. Superpusimos unas barras verticales borrosas, con escaso contraste entre claridad y oscuridad, llamadas retícula de ondulación sinusoide, a un par de muestras de puntos diseminados al azar, no correlacionadas y que se iban alternando [*véase la figura 9*]; a través de la muestra parecían moverse suavemente unas sombras ondulantes. Las sombras en movimiento hacían que todos los puntos del despliegue parecieran moverse, como si se tratara de una lámina uniforme, al ritmo de las sombras.

El fenómeno del movimiento capturado nos permite ahora explicar por qué se distingue un cuadrado oscilante cuando se alternan dos imágenes que, aisladamente, no parece que contengan en su centro ningún cuadrado perceptible [*véase la figura 10*]. Quienes proponen la analogía con el ordenador pretenderán que esa ilusión es un producto de comparaciones punto por punto. Más plausible parece suponer que el sistema visual del observador extrae un grupo más destacado de puntos de la primera muestra, lo halla de nuevo en la segunda y supone entonces que todos los demás puntos que "se agitan" se mueven en sincronía con aquel grupo más llamativo. Por un atajo así se conseguiría detectar la correspondencia más de prisa que comparando todos y cada uno de los puntos de cada imagen con los de las imágenes sucesivas. Una estrategia por el estilo resultaría especialmente eficaz en el mundo real, donde suelen hallarse otros muchos rasgos destacados.

La tercera regla de las que aplica el sistema visual, y que viene a ser corolario de las otras dos, es que todo objeto que se mueva cubrirá y descubrirá progresivamente porciones de un trasfondo. En otras palabras, cuando la materia, que normalmente es opaca,

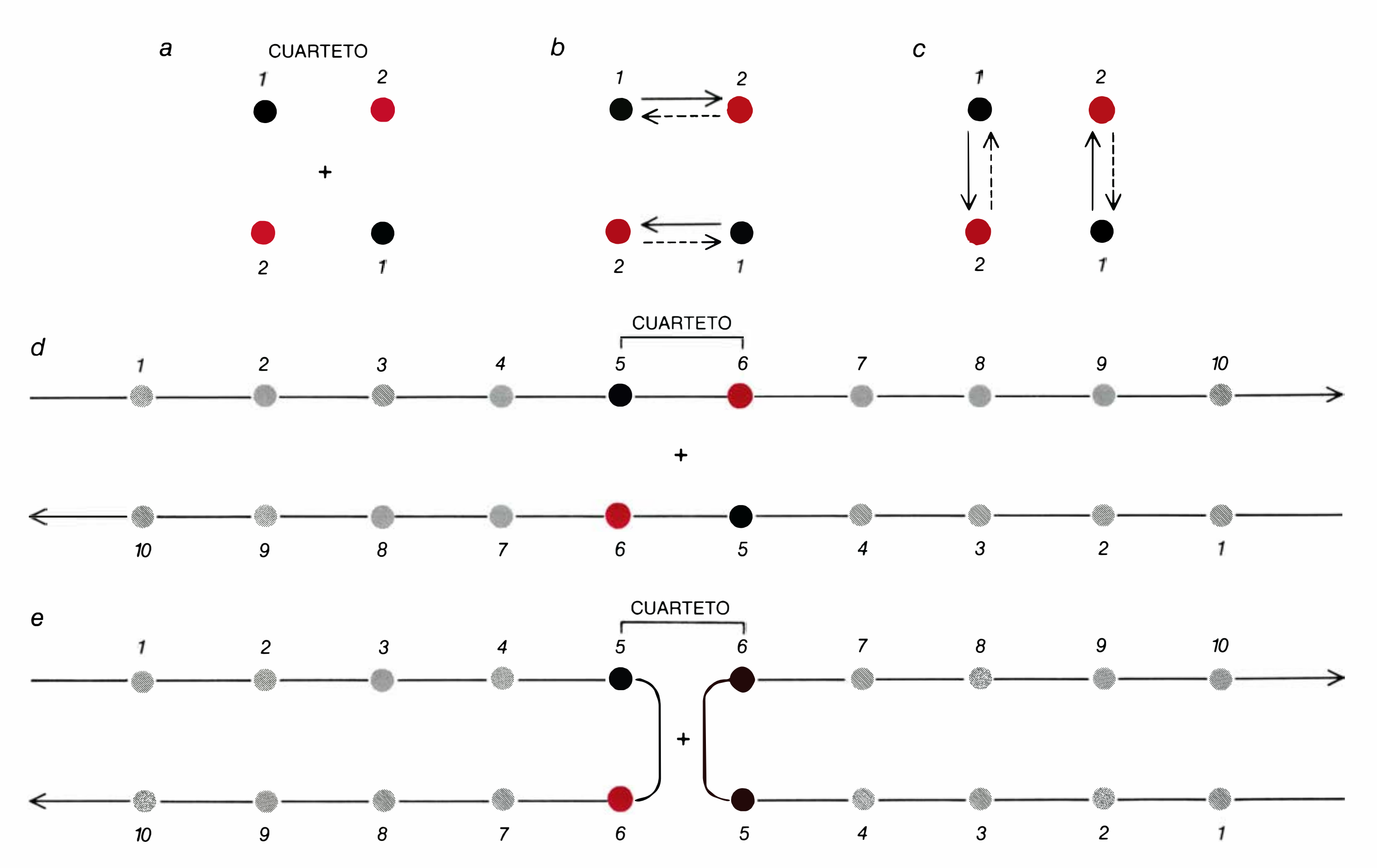
ocluye temporalmente el trasfondo, éste sigue existiendo, no desaparece.

Consideremos el caso en que se presentan un triángulo y, bajo él, un cuadrado, que a continuación se sustituye por otro cuadrado adyacente al triángulo y situado justo a la derecha de éste [*véase la figura 10*]. Se esperaría ver que el triángulo y el primer cuadrado se mueven hacia el segundo cuadrado y se funden con él, o que sólo el primer cuadrado se mueve hacia el segundo, esfumándose el triángulo. Lo que se percibe en la práctica es del todo diferente: el triángulo parece moverse horizontalmente y ocultarse tras el cuadrado que, tras avanzar en sentido oblicuo, parece tapar un triángulo que en realidad no se muestra. Es cosa clara que el cerebro se remite a la propiedad de la oclusión que se da en el mundo real para explicar la, de otro modo misteriosa, desaparición del triángulo. El sistema visual da por hecho que los objetos siguen existiendo aun cuando a veces el cerebro tenga que inventarse pruebas para que se cumpla esa expectativa.

En un experimento afín se sustituían dos puntos luminosos por un único punto, desplazado ligeramente hacia la derecha y en sentido paralelo al punto superior. Las imágenes del primer fotograma parecían converger en la imagen del segundo. Por otro lado, si se añadía un trozo de cinta o de cartón bajo el punto de la segunda muestra, se producía una nueva ilusión. En este caso a los observadores les parecía que los dos puntos avanzaban en paralelo, ocultándose el inferior tras la pieza añadida, que se interpretaba como un obstáculo a la visión. Una vez más, el sistema visual tendía a percibir el movimiento que probablemente se diese en el mundo real.

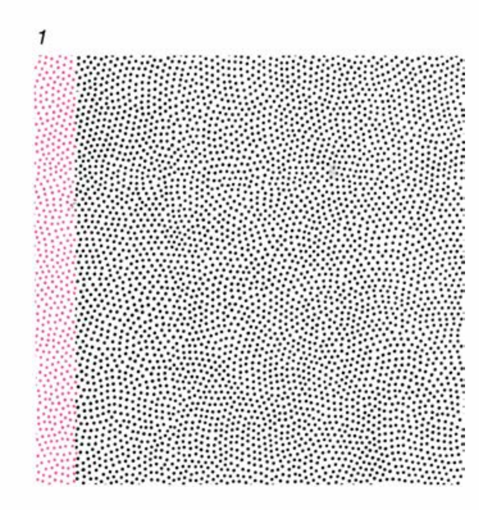
Todavía otro experimento demostró el poder de la expectación de que un objeto pueda tapar otro. Uno de nosotros (Ramachandran) mostraba a los observadores una imagen en la que había dos grupos de cuatro discos cada uno [*véase la figura 11*]. A cada uno de los cuatro discos de un grupo se les había quitado una cuarta parte, formando las correspondientes muescas un cuadrado interior; los cuatro discos del otro grupo estaban completos. Hacíamos alternar esa imagen con otra donde los grupos aparecían transpuestos. En teoría a los sujetos podría parecerles que viesen cuatro figuras, como de "comecocos" que abrían y cerraban las bocas mirando al centro, o bien podrían imaginarse que el espacio blanco que quedaba entre las muescas formaba un único cuadrado oscilante, que primero tapaba y después destapaba parcialmente los cuatro discos. En la práctica, el sistema visual interpreta las imágenes como un cuadrado oscilante, probablemente porque en la realidad tridimensional se es más proclive a ver una forma cuadrada que tapa un trasfondo que a ver cuatro autómatas idénticos que abren y cierran la boca. La oclusividad predomina sobre cualquier tendencia a ver movimiento entre objetos similares muy próximos.

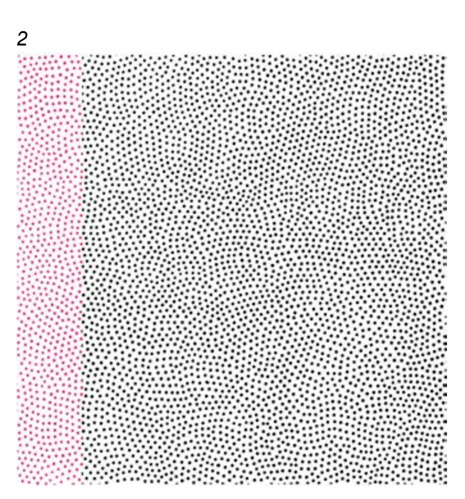
Una versión ligeramente modificada de este estímulo ilustra la capacidad del sistema visual para combinar estrate-



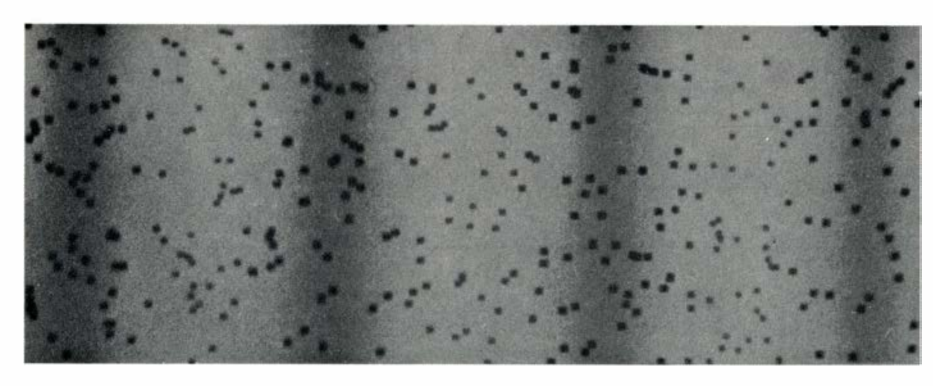
7. UN CUARTETO BIESTABLE, matriz cuadrada de cuatro puntos (*a*), constituye el elemento clave de un experimento con el que se demuestra que el sistema visual tiende a ver que los objetos en movimiento siguen una línea recta. Los números indican el orden de presentación de los puntos en una pantalla; a los sujetos se les pide que fijen la mirada en la cruz central. Cuando se muestran los puntos de los ángulos opuestos del cuarteto (*negro*) y después se remplazan por otros idénticos (*color*), tan probable es que los observadores vean que los primeros puntos se mueven horizontalmente (*b*) como que los vean moverse verticalmente (*c*). Si se va mostrando una secuencia de dos hileras paralelas de puntos (con dos de los puntos visibles cada vez), los observadores podrían, en teoría, ver dos trayectorias distintas (*flechas*) cuando se les muestren los puntos del cuarteto biestable central: horizontal "fluyente" (*d*) o vertical, que "salta" a lo largo de una senda en forma de U (*e*). En la práctica, si las distancias entre hileras y columnas son iguales, los puntos parecen fluir en sentido horizontal.

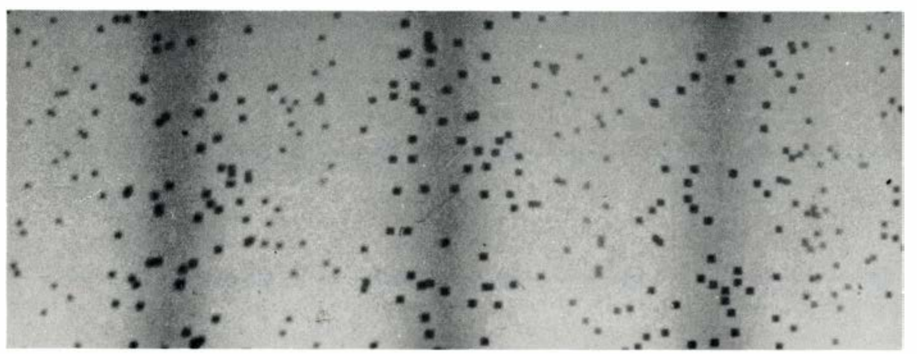
gias, en este caso una predisposición a ver oclusión y rigidez en objetos móviles. Cuando superpusimos las imágenes alternantes de los discos a un trasfondo de puntos fijos, los observadores vieron oscilar, como antes, el cuadrado ilusorio, pero ahora percibieron también que, junto con el cuadrado, oscilaba una lámina de puntos. Los puntos fijos parecían formar parte del cuadrado, y, por consiguiente, los "capturó" el movimiento aparente de éste. Lo asombroso es que el sistema visual ve todo ello a resultas tan sólo del cambio efectuado en cuatro pequeñas muescas.





8. MUESTRAS NO CORRELATIVAS DE PUNTOS DISEMINADOS AL AZAR constituyen la base de estos despliegues. Cuando se les presentan en rápida alternancia estos cuadros llenos de puntos negros, los observadores ven un movimiento incoherente, algo así como el efecto "nieve" en el televisor que no recibe señal. La adición de una banda de puntos (*representados aquí en color para mayor claridad*) al borde izquierdo de las imágenes cambia por completo la percepción. En la imagen de la derecha (*2*) la banda es más ancha que en la de la izquierda (*1*). Cuando se alternan los despligues, a los observadores les parece que el margen izquierdo oscila horizontalmente y que el despliegue entero se mueve en sincronía con el margen, fenómeno conocido como captura del movimiento. Ello sugiere que el sistema visual tiende a ver movimiento uniforme y a suponer que todas las partes de un objeto se mueven en sincronía con cualquier otra que destaque.





9. BARRAS BORROSAS DE ESCASO CONTRASTE, componentes de una retícula llamada de onda sinusoide; se muestran superpuestas a despliegues de puntos aleatorios que producen movimiento incoherente cuando se superponen y alternan en ausencia de rejilla. La adición de una rejilla que se mueve sin ambigüedad por la pantalla captura el movimiento de todos los puntos generados por ordenador y hace que parezcan avanzar junto con la rejilla cual si se tratara de una única lámina. Ese efecto de captura lo estudió uno de los autores (Ramachandran) en colaboración con Patrick Cavanagh, de la Universidad de Montreal.

Averiguado ya que el sistema visual echa realmente por atajos para detectar correspondencias entre las imágenes de un único objeto, nos preguntamos qué estratagemas adoptaría al enfrentarse a muchos objetos en movimiento aparente. ¿Analizaría cada objeto por separado, o echaría de nuevo por atajos? Nuestros estudios sugieren que el sistema visual tiende, por mor de economía, a percibir todos los objetos de un campo como si se movieran del mismo modo, a no ser que haya inequívocos indicios de lo contrario. Los psicólogos gestaltistas llamarían a eso tendencia a ver "efectos de campo globales".

En dos experimentos al respecto desplegamos simultáneamente y con gran rapidez muchos cuartetos biestables, cada uno de los cuales podía percibirse en oscilación vertical u horizontal. En uno de los experimentos los cuartetos estaban notoriamente dispuestos en tres hileras, mientras que el segundo presentaba los cuartetos distribuidos más al azar. Hallamos que a los observadores les parecía que todos los cuartetos, en ambos experimentos, se movían en bloque, según el mismo eje de movimiento [*véase la figura 12*]. Si el sistema visual no prefiriese ver que el campo entero se comportaba uniformemente, y si procesase cada cuarteto por separado, nuestros observadores habrían visto una mezcla de puntos que oscilaban horizontal y verticalmente.

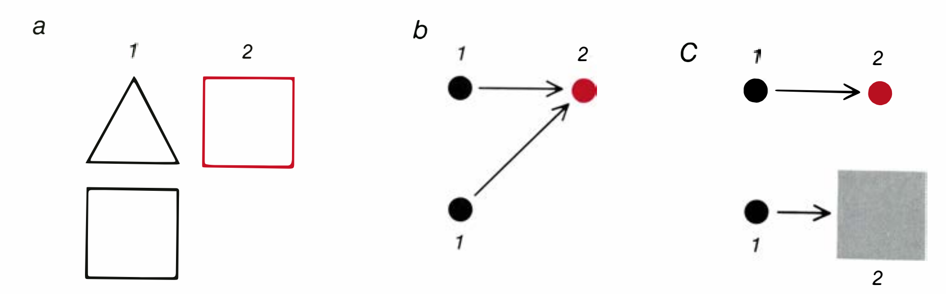
La percepción unificada de los cuartetos agrupados sugiere que los efectos de campo quizá sean, a menudo, el resultado de una generalización a partir de un caso particular. Es decir, que el movimiento visto en una región de un campo visual acaso reciba importantes influencias de indicios contextuales tales como algún movimiento percibido en otra parte del campo. Puede verificarse la hipótesis haciendo que un cuarteto biestable se dé un "paseo al azar" por la pantalla [*véase la figura 13*]. Tras mostrar tres o cuatro ciclos de puntos alternantes de un cuarteto biestable, apagábamos la muestra durante medio segundo y hacíamos reaparecer el cuarteto en cualquier otra parte de la pantalla. Los seis sujetos que miraban el despliegue declararon que se había conservado el eje de movimiento aun cuando el cuadrado cambiara de lugar. Tras advertirse un eje de movimiento, la percepción actuaba, al parecer, como una plantilla que creaba una tendencia duradera a percibir un movimiento similar en las zonas restantes.

Reconocimos que los sujetos pudieran haber interpretado la muestra de cuatro puntos como un único objeto que se moviese por el espacio. Para simplificar más la prueba de los efectos de campo, uno de nosotros (Ramachandran) alternó imágenes de ocho puntos dispuestos al azar con una serie de puntos idénticos desplazados hacia la derecha [*véase la figura 14*]. A continuación encubrimos uno de los puntos de la segunda imagen. Normalmente, cuando a los observadores se les muestra un único punto que se enciende y se apaga junto a un obstructor manifiesto, no advierten oscilación. Sin embargo, en el contexto de un conjunto de puntos oscilantes, la percepción cambió: los observadores veían el punto desemparejado como si oscilara horizontalmente por detrás del obstructor. Veían lo que nosotros llamamos movimiento captado; esto es, el movimiento registrado en una parte del campo le hacía ver al observador el mismo eje de movimiento en todas las demás partes del campo visual. (La presencia del obstructor reforzaba la ilusión, pero el punto solitario también oscilaba débilmente cuando no se mostraba ningún obstructor.)

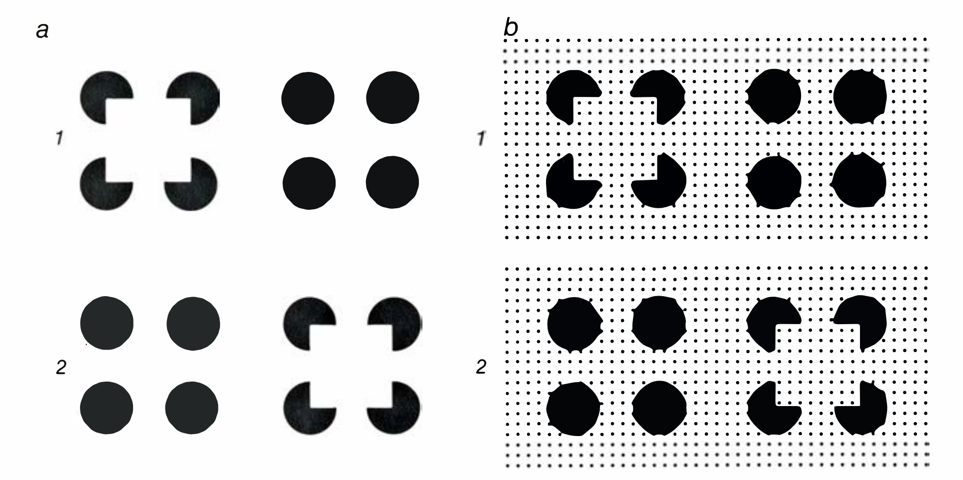
Nuestras pruebas indican que, en la percepción del movimiento, el sistema visual de un observador entresaca rápidamente los rasgos más llamativos y, para procesarlos, aplica las leyes cinéticas que mejor les cuadran. Responde también a indicios contextuales del resto del campo. Claro está que, aunque se crea en la existencia de tales mecanismos y se rechace el concepto de unas laboriosas comparaciones puntuales, síguese planteando esta muy debatida cuestión: ¿cómo se las arregla el sistema visual para aplicar todas esas estrategias? ¿Acaso cuenta con neuronas "equipadas" desde el nacimiento para producir tales estrategias? ¿O requiere la percepción del movimiento algún nivel cognitivo más alto?

Según dijimos más arriba, los experimentos descritos en este artículo se planeaban para eliminar los efectos de la cognición de alto nivel; concretamente, mostrábamos las imágenes a velocidades demasiado rápidas para que se le permitiera al cerebro tomar auténticas decisiones acerca de lo que estaba viendo. Nuestros resultados sugieren, pues, que procesos de niveles inferiores pueden, por sí solos, controlar la percepción del movimiento aparente durante las primeras fases del procesamiento visual.

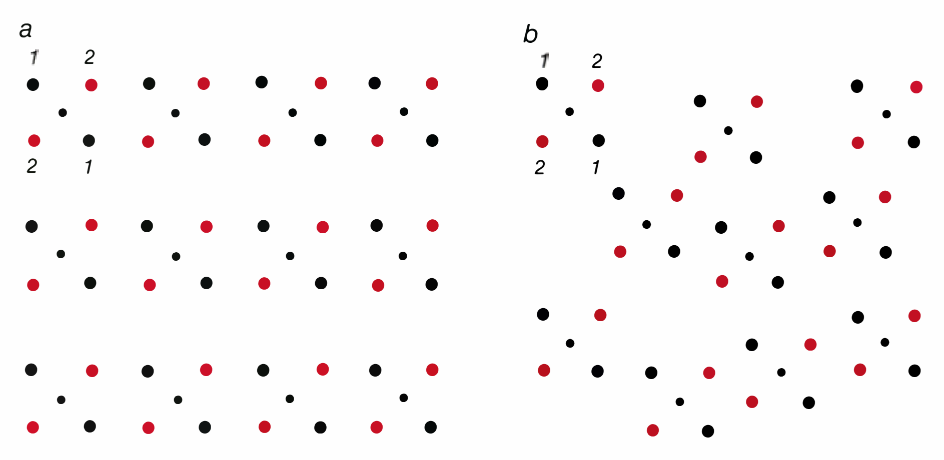
Alguno que otro indicio favorece



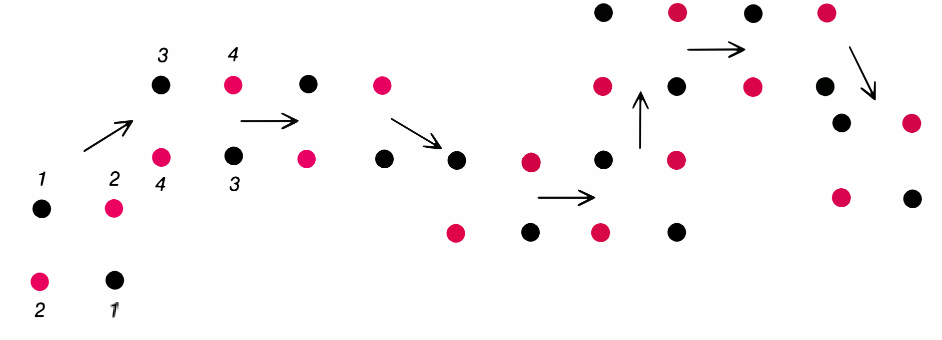
10. ILUSIONES DE OCLUSION. Para explicar la desaparición de un objeto, el sistema visual suele suponer que lo ha ocultado o cubierto otro mayor. En un experimento (*a*) se presentan simultáneamente, en una misma imagen, un triángulo y un cuadrado (*negro*) e inmediatamente se sustituyeron por un solo cuadrado desplazado hacia la derecha (*color*). Los números indican el orden de presentación. Por lo común los sujetos percibían que el triángulo había quedado "oculto" tras un cuadrado que se había movido para taparlo. En otro experimento (*b*) dos puntos presentados en el primer encuadre (*negro*) parecían moverse y se fundían con un punto único, desplazado a la derecha, que se presentaba en el segundo encuadre (*color*). Si después se añadía a la pantalla un trozo de cartón bajo el punto del segundo encuadre, tal como se muestra en la ilustración *c*, se producía una nueva ilusión de oclusión: el punto inferior parecía moverse horizontalmente y pasar a ocultarse tras el cartón. La tendencia de los observadores a aplicar la regla de la oclusión en las ambigüedades perceptuales ha sido también recalcada por Irvin Rock, de la Universidad de Rutgers.



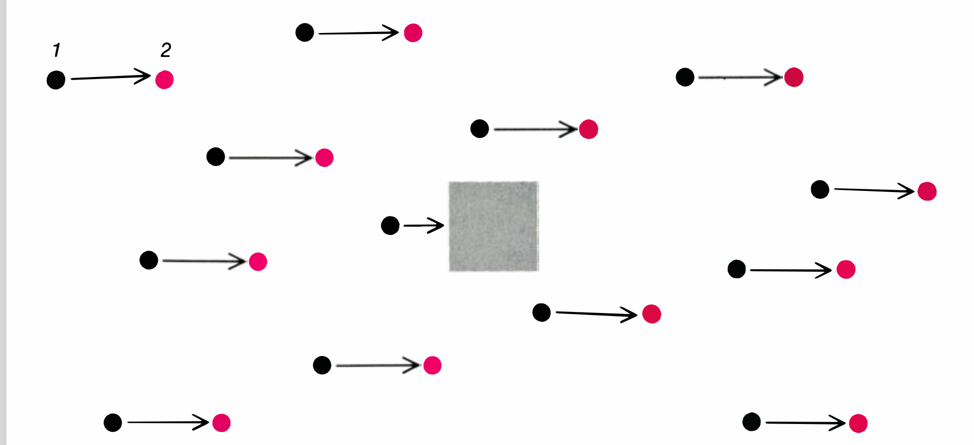
11. IMAGENES CIRCULARES, elementos que, en los despliegues por ordenador, producen ulteriores ilusiones de oclusión y de captura del movimiento. En las muestras de la izquierda (*a*) se ha quitado una cuña a cuatro de los ocho discos, primero en el grupo de la izquierda (*1*) y luego en el de la derecha (*2*). Cuando se superponen alternadamente las dos imágenes, los observadores ven un cuadrado blanco que se mueve de derecha a izquierda, tapando y destapando los discos del trasfondo, y no "comecocos" que abren y cierren la boca. Las imágenes de la derecha (*b*) son idénticas a las anteriores, sólo que se las presenta sobre un trasfondo de puntos fijos. Cuando se alternan esas imágenes, los puntos parecen saltar junto con el cuadrado.



12. CUARTETOS BIESTABLES AGRUPADOS. Se ha de fijar la mirada en los puntos centrales, que permanecen estáticos e ininterrumpidamente visibles. Cuando los cuartetos se despliegan a la vez, todos parecen seguir el mismo eje de movimiento (horizontal o vertical), sin que importe si están dispuestos en hileras regulares (*a*) o diseminados al azar (*b*). Este resultado sugiere que, en ausencia de indicios de lo contrario, el sistema visual tiende a percibir todos los objetos de un campo dado como si se movieran del mismo modo.



13. SIETE CUARTETOS BIESTABLES que se despliegan secuencialmente ante los observadores se presentan aquí simultáneamente. Las flechas indican la dirección del movimiento desde un cuarteto biestable hasta el siguiente, y los números indican el orden de presentación de los puntos. Los puntos en color son los presentados en segundo lugar en cada cuarteto. Cuando los observadores advierten en el primer cuarteto un eje de movimiento, vertical u horizontal, casi siempre ven el mismo eje en los cuartetos presentados después y perciben los cuartetos como si se tratara de un único cuarteto que "recorre" la pantalla.



14. PUNTOS DISEMINADOS AL AZAR que constituyen la base de una ilusión estudiada por uno de los autores (Ramachandran) y su discípulo Victor Inada. El despliegue da por resultado un fenómeno conocido como movimiento captado, en el que el movimiento visto en una parte del campo controla el movimiento visto en cualquier otra parte. En un ciclo continuo se muestran en la pantalla ocho puntos dispersos (*negro*) y después se los remplaza con ocho puntos idénticos (*color*), sólo que desplazados hacia la derecha. Los observadores ven los puntos moverse horizontalmente (*flecha*). Cuando en la segunda imagen se elimina un punto y se sustituye por un cartón pegado sobre la pantalla (*cuadrado*), según aquí se ilustra, el punto parejo del eliminado parece moverse por detrás del cartón, como si lo captara el movimiento del campo entero.

también esa concepción más que a las teorías que requieren la participación del intelecto, no sólo en los posteriores, sino ya en los primeros estadios de la percepción del movimiento. Así, por ejemplo, puede verse una ilusión aun cuando el sujeto sepa que la imagen es una ilusión. En la última década han aducido pruebas neurobiológicas de ello David H. Hubel y Margaret S. Livingstone, de la Facultad de Medicina de Harvard, David C. Van Essen y John M. Allman, del Instituto de Tecnología de California, y Semir Zeki, del University College de Londres. Esos investigadores han comprobado que, en los monos, las células nerviosas sensibles al movimiento de imágenes de bajas frecuencias espaciales son distintas de las células sensibles al color, a las terminaciones lineales, a los ángulos y a otros rasgos angulosos. Lo cual resulta coherente con nuestro hallazgo de que el sistema cerebral detector del movimiento empareja objetos que comparten bajas frecuencias espaciales más rápidamente que lo que empareja objetos que comparten rasgos angulosos, y ello sugiere que la detección inicial de la correspondencia por el observador tal vez la explique suficientemente la mera actividad neuronal.

Los procesos celulares que intervienen al comienzo del procesamiento visual en los seres humanos ocultan todavía muchos misterios, pero con el tiempo habrán de combinarse los estudios neurobiológicos con los psicológicos para elucidar por fin los procesos con que el sistema visual detecta la correspondencia. Entre tanto, nuestros hallazgos sugieren que podrían conseguirse nuevos adelantos en la construcción de mecanismos visodetectores del movimiento si los investigadores que diseñan esas máquinas tratasen de sustituir los esquemas puntuales hoy en boga por las tretas y estratagemas que aquí hemos descrito.

Juegos matemáticos

De cómo lanzar una red sobre un damero y otros rompecabezas del bosque de Steiner

Martin Gardner

Ningún árbol tiene en la foresta más
que sus encantos;
mas, cada uno, su matiz peculiar.
WILLIAM COWPER, *The Task, Book 1: The Sofa*

En teoría de grafos, que es el estudio de las estructuras que se forman al conectar puntos mediante líneas rectas, los árboles son redes conexas de segmentos rectilíneos, desprovistas de circuitos. Circuito es cualquier camino cerrado que permita partir de un punto y retornar a él recorriendo una malla conexa sin recorrer dos o más veces un mismo lado. Se deduce de aquí que, en un árbol, cada par de puntos está conectado solamente por un camino. Los árboles resultan extraordinariamente importantes en teoría de grafos, y tienen un sinfín de aplicaciones en otras ramas de la matemática, singularmente en teoría de la probabilidad, en investigación operativa y en inteligencia artificial.

Imaginemos un conjunto de n puntos dispersos al azar por el plano. ¿Cómo unirlos mediante una red de líneas rectas que tenga la mínima longitud posible? La solución de ese problema halla aplicaciones prácticas en la contrucción de las redes de carreteras, líneas de alta tensión, oleoductos y circuitos eléctricos. En el caso de que no sea lícito añadir nuevos puntos al conjunto de partida, la red más corta que los interconecte se denomina árbol de interconexión minimal. Es fácil ver que tal red ha de ser un árbol: si contuviera algún circuito, inmediatamente podríamos menguar el grafo eliminando uno de los lados del circuito.

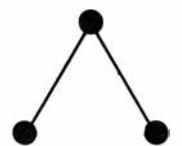
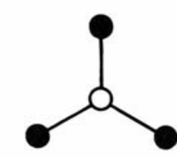
Son muchos los métodos de construir un árbol de interconexión minimal. El más sencillo de todos se denomina "algoritmo glotón", porque en cada paso engulle el bocado más deseable. Lo publicó en 1956 Joseph B. Kruskal, quien hoy se encuentra en los Laboratorios AT&T Bell. Se empieza por hallar dos puntos cuya separación sea mínima y conectarlos. Si hubiera más de una pareja de puntos igualmente próximos, se elige una cualquiera de ellos. Repitamos el procedimiento con los puntos restantes, de tal modo que al conectar un par nunca se forme un circuito. El resultado final es un árbol de interconexión de longitud minimal.

Un árbol de interconexión minimal no es forzosamente la red mínima que interconecta el conjunto de puntos primitivos. De ser lícita la adición de nuevos puntos, en la mayoría de los casos cabrá hallar redes más cortas. Supongamos, por ejemplo, que se desea enlazar los tres puntos correspondientes a los vértices de un triángulo equilátero. Dos lados del triángulo componen un árbol de interconexión minimal. El árbol de interconexión puede acortarse en más de un 13 por ciento añadiendo un punto adicional en el centro del triángulo y estableciendo conexiones tan sólo entre el punto central y los vértices [*véase la figura 1*]. Cada uno de los ángulos centrales es de 120 grados.

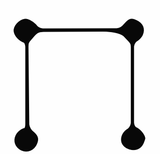
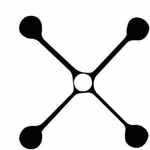
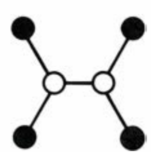
Constituye un ejemplo menos obvio la red minimal que interconecta los cuatro vértices de un cuadrado. Podría suponerse que con un punto central se lograría la red minimal, pero no es así: requiere dos puntos más [*véase la figura 2*]. Lo mismo que antes, todos los ángulos que rodean los puntos adicionales son de 120 grados. La red resultante de añadir un punto más en el centro tiene longitud $2\sqrt{2}$, que es aproximadamente 2,828. En la red provista de dos puntos extra la longitud total se reduce a $1+\sqrt{3}$, cuyo valor aproximado es 2,732.

Uno de los primeros matemáticos que investigó las redes de este tipo fue Jakob Steiner, eminente geómetra suizo fallecido en 1863. Los puntos supernumerarios que minimizan localmente la longitud de la red reciben hoy el nombre de puntos de Steiner. (Explicaré más adelante el significado de "localmente".) Está demostrado que todos los puntos de Steiner son nudos donde concurren tres rectas formando ángulos de 120 grados. Los árboles que contienen puntos de Steiner se denominan árboles de Steiner. Aunque la adición de puntos de Steiner puede reducir la longitud del árbol de interconexión, la red de longitud mínima que interconecta los puntos de partida no siempre es un árbol de Steiner. Cuando lo es, recibe el nombre de árbol de Steiner minimal.

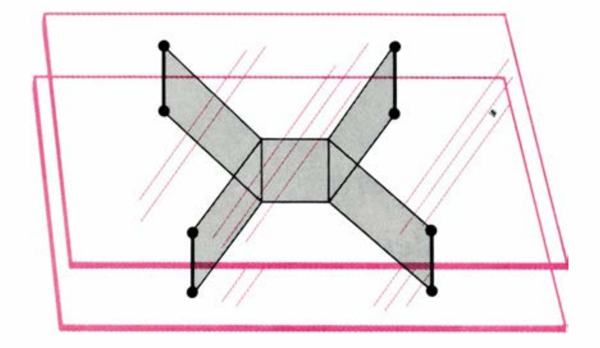
Los árboles de Steiner mínimos son casi siempre más cortos que los árboles de interconexión minimales, pero la reducción de longitud puede depender de la longitud del primitivo árbol de inter-

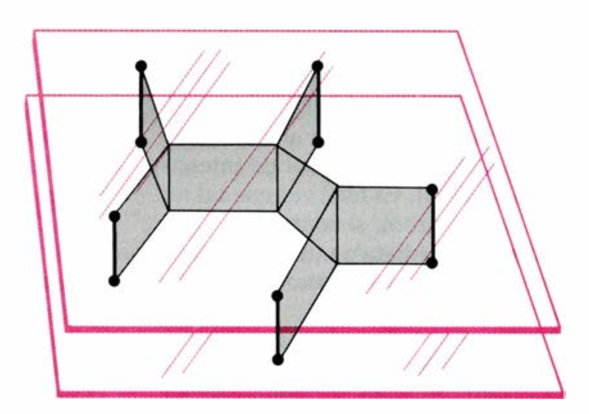



*1. Acortamiento de un árbol minimal de interconexión (***izquierda***) por introducción de un punto nuevo (***derecha***)*

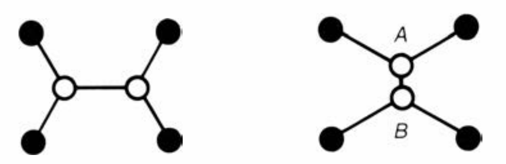




2. Arbol minimal de interconexión de un cuadrado, acortado al introducir uno o dos puntos adicionales

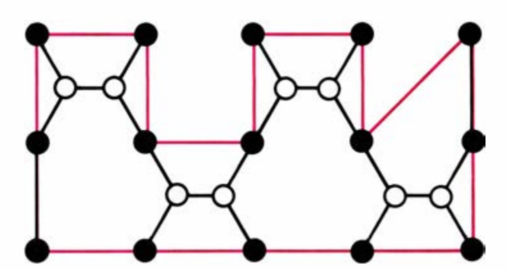




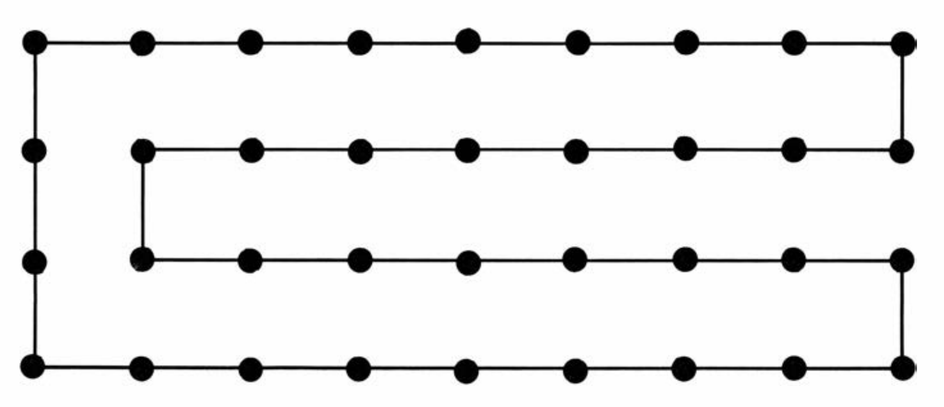
3. *Problemas de Steiner correspondientes a los vértices de un cuadrado y de un pentágono regular, y su solución mediante película jabonosa*



4. *Dos árboles estables de película jabonosa, correspondientes a los cuatro vértices de un rectángulo. Tan sólo es minimal el árbol de la izquierda*



5. *Itinerario del viajante (***color***) y un árbol de Steiner (***negro***) sobre un retículo rectangular*



6. *Otro itinerario para el viajante. ¿Existe un árbol de Steiner de longitud menor que 32,095... unidades?*

conexión. Se ha conjeturado que, para cualquier conjunto dado de puntos del plano, la longitud del árbol de Steiner minimal no puede tener un valor inferior a $\sqrt{3}/2$, o sea, 0,866 veces la longitud del árbol de interconexión minimal; sin embargo, tal resultado sólo se ha demostrado para tres, cuatro y cinco puntos. Igual que un conjunto de puntos puede tener más de un árbol de interconexión minimal, puede tener también más de un árbol de Steiner minimal, aunque, desde luego, todos los árboles de Steiner minimales correspondientes a un conjunto dado de puntos tienen la misma longitud. Un árbol de Steiner puede tener a lo sumo $n-2$ puntos de Steiner, siendo n el número de puntos del conjunto original.

Pueden hallarse empíricamente muchos de los árboles de Steiner merced a un sencillo dispositivo analógico que podemos fabricar nosotros mismos. Se unen dos láminas paralelas de plexiglás, o metacrilato, por medio de varillas perpendiculares a ellas, que las atraviesen en los puntos a interconectar en una red dada. Se taladran en las láminas los agujeros necesarios, se insertan las varillas y se sumerge el montaje completo en agua jabonosa, como la utilizada para hacer pompas de jabón. Al extraer el montaje de la disolución se crea una película jabonosa que forma superficies que interconectan las varillas. Dado que tales superficies se contraen hasta que su área es mínima, la figura definida por la superficie, al mirarla desde arriba, constituye un árbol de Steiner.

Tales dispositivos permiten hallar el árbol de Steiner minimal correspondiente a los vértices de un cuadrado [*véase la figura 3*]. El árbol puede adoptar dos formas distintas, resultantes cada una de ellas de hacer girar 90 grados la otra. Soplando sobre la película jabonosa se salta de una de las formas a la otra. De modo análogo, el dispositivo sirve de modelo para el árbol de Steiner minimal correspondiente a los cinco vértices de un pentágono regular. En el caso de los seis vértices de un hexágono regular (y de todos los demás polígonos regulares de orden superior), los puntos de Steiner supernumerarios no aportan nada. La red minimal de interconexión es, sencillamente, el perímetro del polígono con un lado menos.

Pero incluso en esos casos sencillos debe desconfiarse del ordenador de película jabonosa. Por ejemplo, si los cuatro vértices de la red dada son los vértices de un rectángulo cuya base sea apenas más ancha que su altura, la

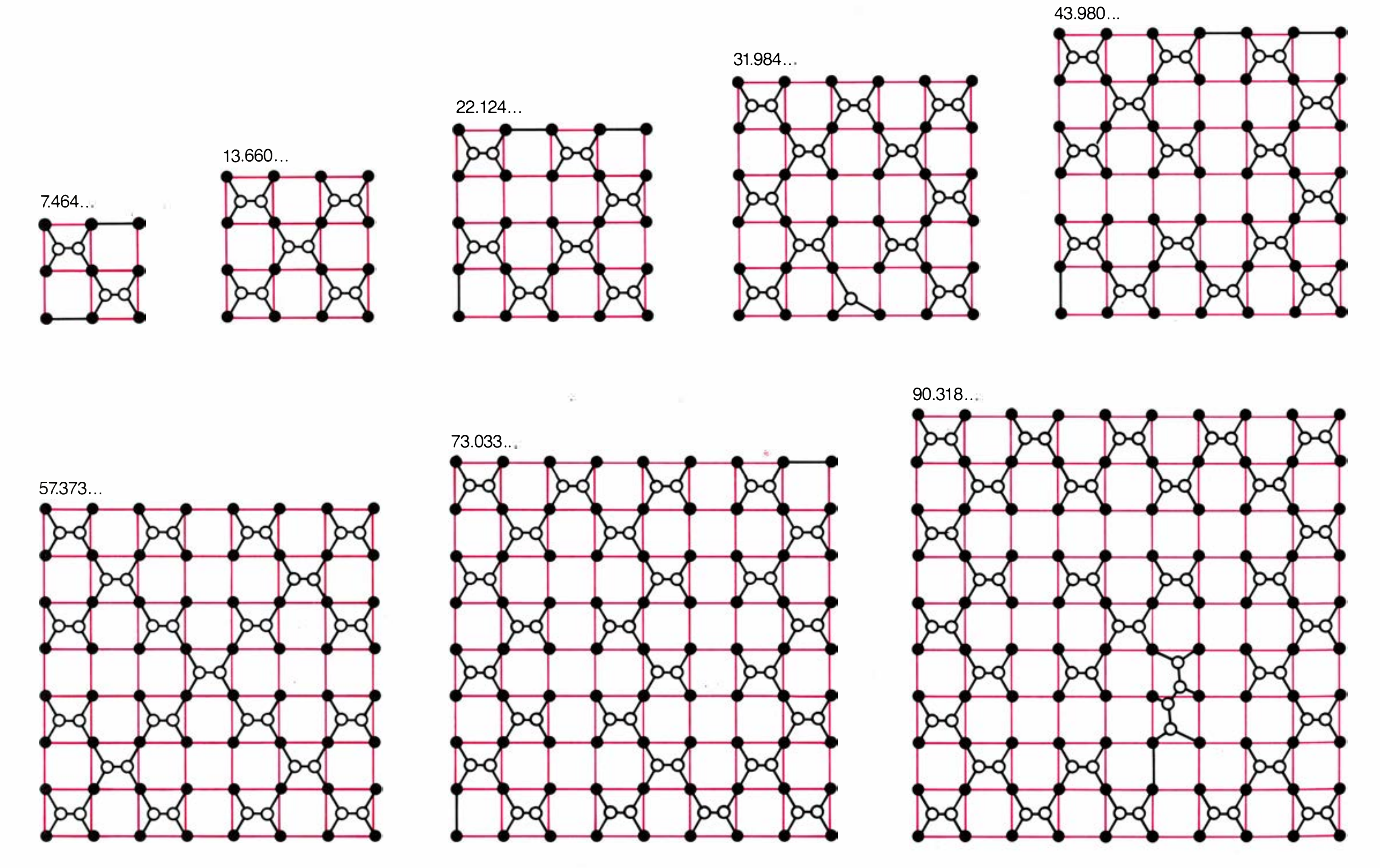
película puede estabilizarse en dos figuras distintas [*véase la figura 4*]. Ambas definen árboles de Steiner, pero sólo el izquierdo es minimal. Al ensancharse el rectángulo, el segmento vertical AB de la configuración no minimal de la derecha se hace cada vez más corto. El segmento se contrae y reduce a un punto cuando el lado vertical del rectángulo es 1 y la base $\sqrt{3}$; para todos los rectángulos más anchos, tan sólo es estable el árbol de Steiner minimal. Del árbol de la derecha se dice que es localmente minimal. Explicado de otro modo: si supusiéramos que los segmentos son anillas elásticas de goma, ancladas por sus extremos a las cuatro varillas de las esquinas, cualquier pequeño desplazamiento de los puntos adicionales incrementaría la longitud del árbol.

A la vista de la simplicidad del algoritmo glotón de Kruskal para la construcción de árboles de conexión minimales, podría presumirse la existencia de algoritmos de simplicidad similar para la determinación de árboles de Steiner minimales. Desdichadamente, no es tal el caso. Dicha tarea forma parte de una clase especial de problemas "difíciles" que reciben en informática la denominación de NP-completos. Se conocen algoritmos capaces de hallar árboles de Steiner en tiempos razonablemente cortos, mientras el número de puntos de la red sea pequeño. Empero, conforme aumenta el número de puntos de la red, el paso con que se incrementa el tiempo de computación requerido se acelera tan rápidamente que puede llegar a ser de miles o millones de años, incluso para un número de puntos relativamente pequeño. La mayoría de los matemáticos están convencidos de que no existe ningún algoritmo eficaz para la construcción de árboles de Steiner minimales que conecten conjuntos arbitrarios de puntos del plano.

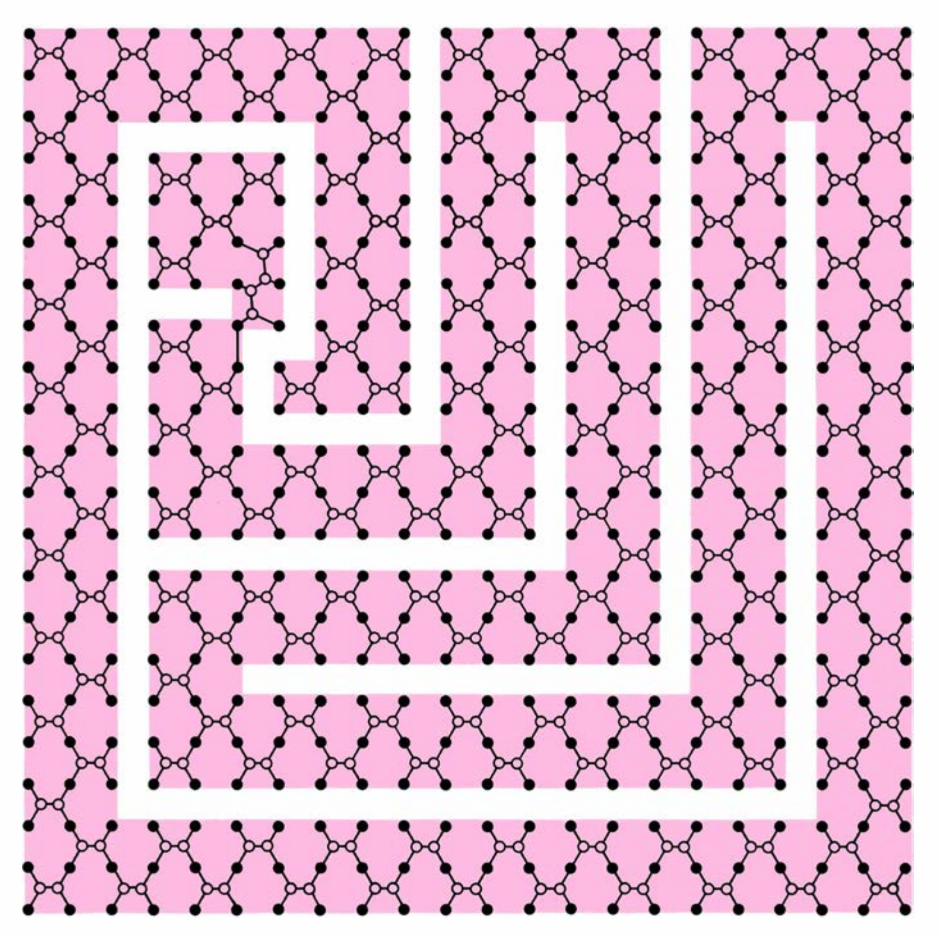
Imaginemos, por otra parte, que los puntos se encuentren dispuestos en un reticulado regular de cuadrados unitarios, como los puntos situados en los vértices de las casillas de un tablero de ajedrez. ¿Existe un "buen" algoritmo para la determinación de árboles de Steiner minimales que interconecten los puntos de esas configuraciones regulares?

Me planteé tal cuestión hace varios años, al considerar el siguiente problema. ¿Qué longitud tiene el árbol de Steiner minimal que enlaza los 81 puntos situados en los vértices de un damero ordinario? El mayor de los problemistas británicos, Henry Ernest Dudeney, y su homólogo norteamericano, Sam Loyd, fueron ambos muy aficionados a los rompecabezas basados en figuras del damero. Repasé cuidadosamente todos sus libros, pero no se habían planteado este problema. En realidad, no he podido hallar pruebas de que se haya planteado anteriormente, no digamos resuelto.

Cuando me dispuse a resolver el problema, su complejidad me dejó sorprendido. Aunque no fuese yo capaz de demostrarlo, parecía obvio que para construir el árbol de Steiner minimal habría que unir muchas copias del árbol normal correspondiente a cuatro puntos. El árbol de cuatro puntos no tiene nombre propio; lo llamaremos X, porque al trabajar en problemas relativos a árboles de Steiner sobre retículos rectangulares es más fácil dibujar una X que el árbol entero. La resolución de tales problemas plantea la dificultad de que resulta difícil saber



7. Bosque de árboles de Steiner que se conjeturan minimales, y sus longitudes, para retículos cuadrados de orden bajo. Sobre el retículo de orden 9 se muestra la solución del autor al problema del damero



8. Un árbol de Steiner de longitud 440,021... correspondiente al retículo cuadrado de orden 22. ¿Es minimal?

dónde deben situarse las X. Es fácil situarlas de modo que se forme un árbol de Steiner, pero no lo es tanto lograr que el árbol sea minimal.

Finalmente, acabé por convencerme de que el problema del damero tiene una única solución, a pesar de no haber podido demostrarlo [*véase la figura 7*]. La he llamado "solución conjeturada para la configuración de orden 9", siendo el orden el número de puntos del lado del cuadrado. Dado que la longitud de los segmentos rectilíneos que componen cada lado de la X es $1+\sqrt{3}$, es fácil determinar la longitud total del árbol: $26\sqrt{3}+28$, o, aproximadamente, 73,033. Aunque me parecía haber descubierto un nuevo rompecabezas, sospechaba yo que en la creciente bibliografía matemática relativa a árboles de Steiner a buen seguro habría algún artículo que describiera un algoritmo sencillo para hallar árboles de Steiner minimales en retículos rectangulares. Me animaba en un sentido el conocimiento de que muchos problemas concernientes a caminos que han de pasar por determinados puntos del plano, muy difíciles cuando los puntos son arbitrarios, resultan triviales cuando los puntos forman retículos regulares.

Uno de los ejemplos más notables es el problema del viajante. ¿Cuál es el itinerario más corto que permite a un viajante visitar una, y solamente una vez, n ciudades distintas y retornar a la ciudad de la que partió? Cuando el conjunto de puntos es arbitrario, el problema es NP-completo, y no se conoce ningún algoritmo eficaz para resolverlo. Pero cuando los puntos están situados en los vértices de cuadrados, y encajados en un retículo rectangular, el problema es de una sencillez ridícula. Si una formación rectangular de m por n puntos consta de número par de puntos, el itinerario minimal tiene longitud $m \times n$. Si la formación consta de número impar de puntos el camino mínimo tiene longitud $m \times n + \sqrt{2} - 1$ [*véanse las figuras 5 y 6*]. Tenía yo plena confianza en que la tarea de interconectar los puntos de tales formaciones mediante árboles de Steiner minimales iba a ser igual de trivial. No podría haberme equivocado más.

Mi primer paso fue enviar el problema del damero a mi amigo Ronald L. Graham, distinguido matemático de los Laboratorios Bell. Le pedía también que me indicara algún artículo que pudiera responder a tales cuestiones. Para estupefacción mía, resultó que el único artículo relevante al respecto, fechado en 1978, era del propio Graham y Fan R. K. Chung, también de los Laboratorios Bell. Se titulaba "Arboles de Steiner para escaleras", y mostraba cómo construir árboles de Steiner minimales para formaciones rectangulares de $2 \times n$ puntos, así como para otras clases de "escaleras" de $2 \times n$. Excluidos estos casos particulares, nada parecía saberse acerca de cómo hallar árboles de Steiner minimales para formaciones rectangulares cuando el número de puntos de cada lado es mayor que 2.

Cuanta más atención prestaban Chung y Graham al problema, tanto más intrigante les parecía. Intermitentemente, a lo largo de un año, han buscado un algoritmo para el caso general, pero no lo han hallado. Recientemente Chung ha dictado conferencias sobre el problema, y Graham y ella proyectan publicar un artículo sobre los progresos realizados al respecto.

Vemos en la figura 7 los mejores resultados que han alcanzado, junto con mi solución para el damero. Algunos de los árboles admiten más de una solución minimal. Aunque parezca increíble, tan sólo se ha podido demostrar el carácter minimal de la figura correspondiente al retículo cuadrado de orden 2. (Se da la demostración en el Problema 73 del libro *100 Problems in Elementary Mathematics*, de Hugo Steinhaus.) Incluso la configuración de orden 3, aparentemente trivial, ha eludido los intentos de demostración, aunque podría caer ante métodos "de fuerza bruta", por ataque frontal mediante ordenador. Graham y Chung están firmemente convencidos de que todos sus árboles son minimales, pero, al carecer de demostraciones, cabe en lo posible que todavía sean mejorables.

Sería interesante saber si las películas jabonosas resolverán los retículos cuadrados de orden 3 y de orden 4. De ser así, ¿hasta qué peldaño de la escala logrará la película jabonosa facilitar árboles minimales? ¿Qué sucedería al sumergir en agua jabonosa dos láminas de plexiglás unidas mediante 81 varillas y extraerlas después? ¿Generará la película árboles de Steiner que interconecten la totalidad de las 81 varillas? De ser así, ¿cuál es la probabilidad de que el árbol sea minimal? Tal vez algunos lectores emprendedores quieran realizar esos experimentos.

El retículo de orden 6 es el mínimo en el cual aparece una solución inesperada. Cuando trabajaba yo en este bosque de árboles (en teoría de grafos, los conjuntos de árboles desconectados se denominan bosques), mi configuración de orden 6 tenía una longitud de $11\sqrt{3} + 13$, aproximadamente, 32,053. Casi me caigo de la silla al ver el árbol, más corto, descubierto por Graham y Chung. El arbolito de tres puntas de su configuración alcanza una longitud de $(1 + \sqrt{3})/\sqrt{2}$, por lo que la de su red es $[(1 + \sqrt{3})/\sqrt{2}] + [11 \times (1 + \sqrt{3})]$, que ronda en torno a 31,984. Lo que ilustra con especial belleza el tipo de sorpresas (el "matiz peculiar" de que habla el epígrafe de Cowper) que le están reservadas a quien trate de trepar por la escala de configuraciones cuadradas en búsqueda de soluciones minimales.

Si se mira atentamente, se observará que sólo los cuadrados cuyos órdenes sean potencias de 2 (2, 4, 8, etcétera) tienen árboles compuestos en su totalidad por X. Graham y Chung han descubierto un resultado todavía más general: la condición necesaria y suficiente para que una formación rectangular quede interconectada mediante un árbol de Steiner enteramente formado por X es que la formación sea cuadrada, y el orden del cuadrado sea potencia de 2. Su perspicaz demostración, por inducción matemática, todavía no se ha publicado. El plan de interconexiones, que es único, se generaliza de forma evidente a todos los cuadrados cuyo orden sea una potencia de 2 más elevada.

No dispongo de espacio para proporcionar ejemplos de las configuraciones más conocidas para formaciones rectangulares, no cuadradas, acerca de las cuales Graham y Chung conocen multitud de conjeturas y resultados curiosos. Terminaré dando el mejor de los árboles de Steiner que han encontrado para el cuadrado de orden 22 [*véase la figura 8*]. Contiene una configuración limitada por seis puntos situados sobre dos cuadrados, que no corresponde a la conocida X. Esta configuración de seis puntos aparece también en el árbol de Steiner de orden 10, y su longitud es

$$\sqrt{11 + 6\sqrt{3}}$$

o sea, alrededor de 4,625. La longitud total del árbol es, aproximadamente, 440,021. Si algún lector logra reducirla, por favor, hágamelo saber.

Taller y laboratorio

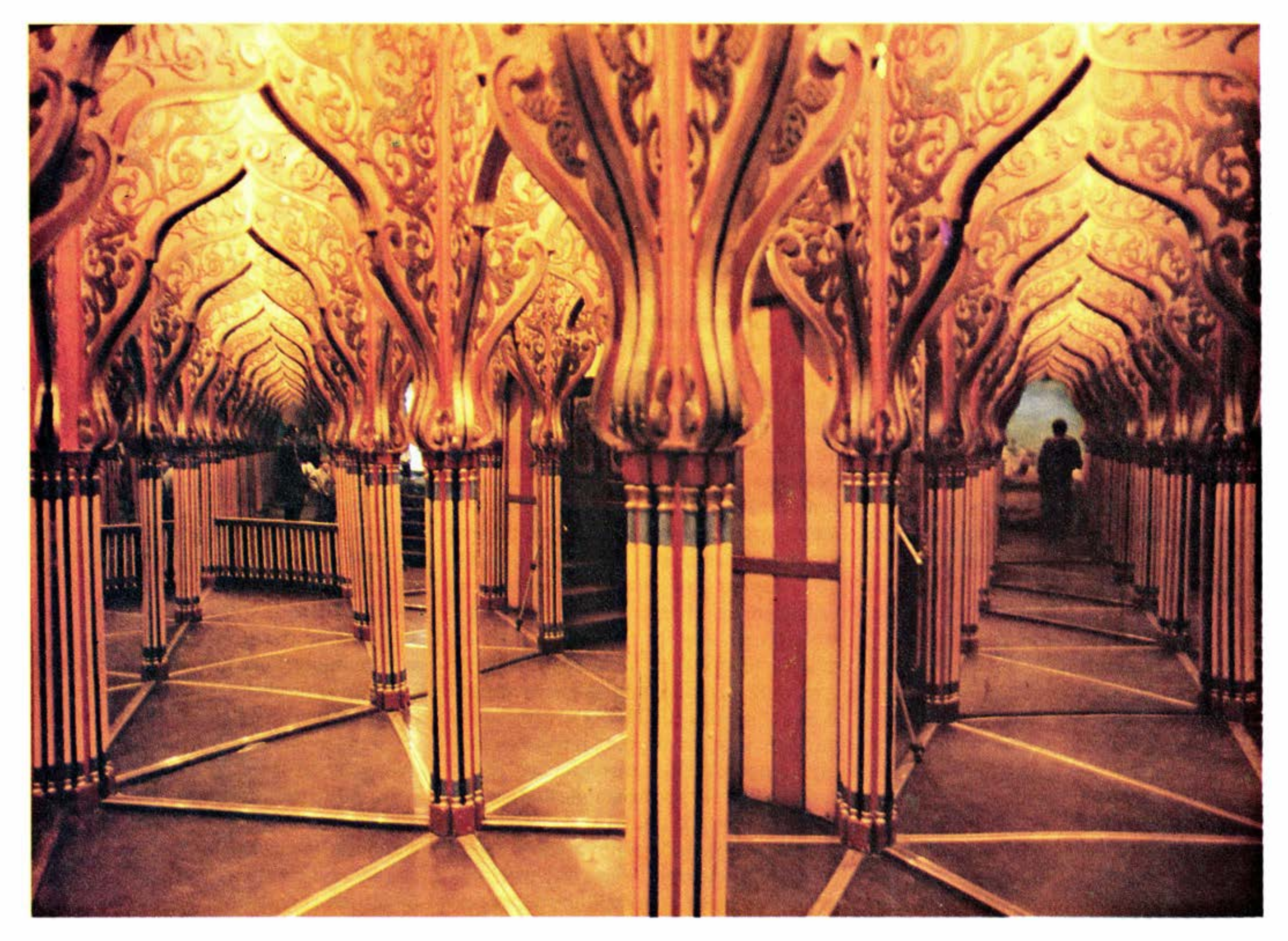
Con espejos se consiguen laberintos tales que quien se adentra en ellos necesita un plano

Jearl Walker

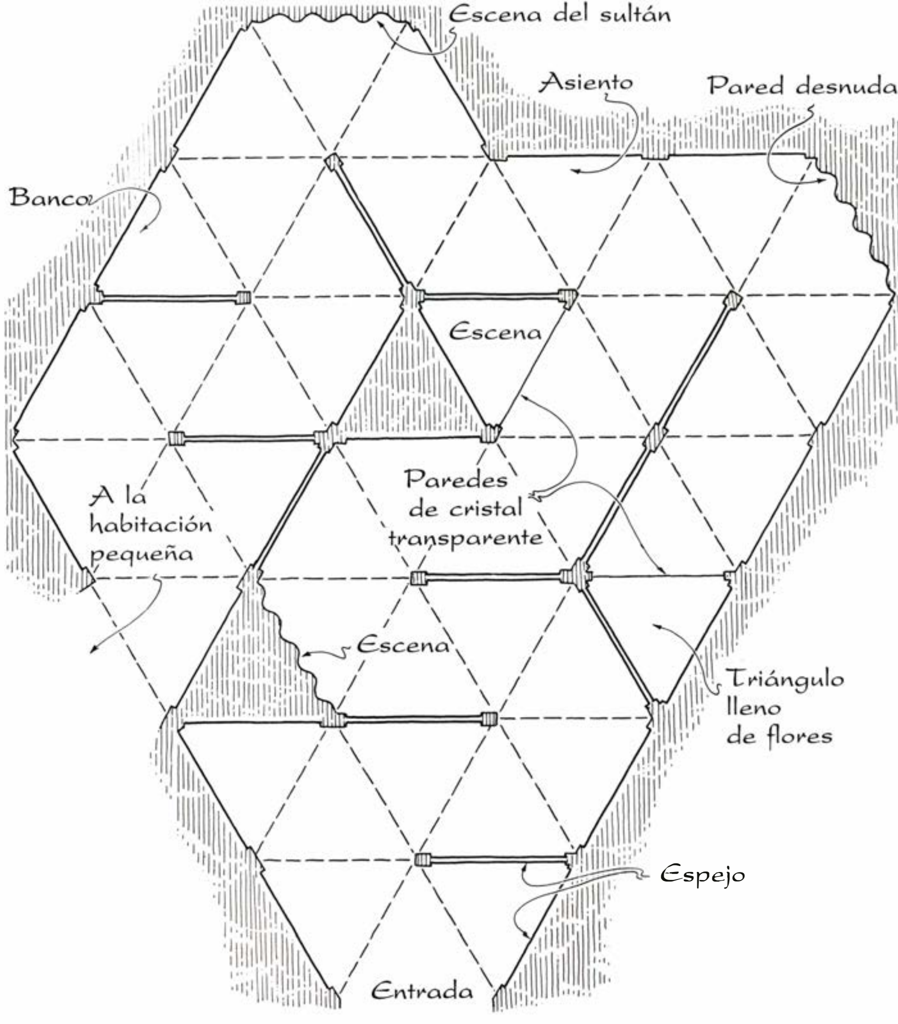
En el Parque de los Glaciares de Lucerna hay un laberinto de espejos que se construyó originalmente con destino a la Feria Nacional de Suiza celebrada en Ginebra en 1896. Cuando penetré en su Galería de los Espejos esperaba encontrar un laberinto sencillo, como los que había en las ferias provincianas de mi niñez. Pero, casi al instante, me sentí desorientado hasta el punto de que tuve que comenzar a tantear mi camino sosteniendo un folleto por delante mío para averiguar cuándo me acercaba a un espejo.

El laberinto se halla dispuesto sobre una red de triángulos equiláteros marcada en el suelo. Allá donde hay espejos, éstos están colocados de pie sobre los bordes de los triángulos (uno o dos en cada triángulo) y están enmarcados con unas artificiosas ornamentaciones. En la mayoría de las direcciones se contempla un revoltijo de imágenes, porciones de las ornamentaciones o escenas que pretenden imitar el estilo árabe de La Alhambra de Granada. En ciertas direcciones aparecen corredores, compuestos por una sucesión de portales. De hecho, los marcos de éstos son las ornamentaciones que rodean a los espejos. Al final de cada corredor se ve una de las escenas árabes. Avanzando por uno de los corredores, no tardé en encontrar mi camino cerrado por un espejo. Dando la vuelta, la emprendí por otro de los ilusorios corredores y me volví a encontrar detenido por un espejo.

Finalmente, comencé a topar con escenas. Una de éstas, detrás de un muro de vidrio situado en un callejón sin salida del laberinto, consistía en un decorado floral entre dos espejos que formaban una esquina de 60 grados. Aquellos espejos llenaban mi campo visual de imágenes de flores como si estuviera mirando por un calidoscopio gigante. Por otro trayecto, me crucé con un sultán que observaba fijamente, con pétrea expresión, mis idas y venidas. En su momento, llegué a una puerta que se abría a una pequeña habitación amueblada. Cuando miré hacia atrás, vi al sultán al fondo de un corredor y una pared desnuda al fondo de otro corredor, pese a que me hallaba entonces lejos del sultán y más lejos aún de la pared desnuda. El camino de regreso a



1. Galería de los Espejos de Lucerna



2. Trazado de la Galería de los Espejos

la entrada al laberinto me resultó tan desconcertante como el camino hasta la habitación.

Decidido a comprender el laberinto, volví a explorarlo, pero confeccionando un plano de los espejos en esa ocasión. Mary Golrick, mi esposa, se aventuraba varios triángulos por delante de mí, por lo que pude determinar qué corredores conducían a la pequeña habitación. Una vez en ésta, retrocedimos sobre nuestros pasos siguiendo el plano. Ya no tuvimos que tantear los espejos con el folleto.

Abandoné el Parque de los Glaciares formulándome muchas preguntas. ¿Se construye un laberinto óptico como el de la Galería de los Espejos planeándolo sobre papel? ¿Pueden predecirse las imágenes que uno verá dentro del laberinto a partir de una vista en planta del dispositivo? ¿Comparten propiedades laberintos diferentes? ¿A qué se debe la ilusión del corredor? ¿Qué determina la escena que se ve al fondo de un corredor dado?

Empecé a estudiar las propiedades de un laberinto óptico dibujando sus características en un papel rayado con triángulos equiláteros. Para los espejos empleé un color, y otro diferente para las trayectorias de luz reflejada en ellos.

Estudié asimismo laberintos a escala reducida construyendo modelos con espejos baratos. Los espejos se hincan en un lecho de arena, que los sujeta, y se orientan mediante un transportador. Su alineación se ajusta mirando las reflexiones. Los espejos, que tienen ocho centímetros de lado, son suficientemente grandes para permitirme atisbar desde la entrada al laberinto. Al objeto de realizar el examen como si estuviera en el interior del laberinto, sostenía un espejo inclinado unos 45 grados respecto a la horizontal y lo apuntaba hacia donde quisiera mirar. Así, el espejo reflejaba la escena hacia mí. Los espejos no dan imágenes claras, especialmente tras muchas reflexiones de la luz, porque la reflexión débil en el anverso del vidrio complica la reflexión más fuerte procedente de la superficie posterior. Aun así, estos espejos dan buen resultado para laberintos pequeños.

Empecé con un laberinto de un solo acceso. No tardé en descubrir que podía predecir muchas de sus características dibujando su planta. En un laberinto de cuatro espejos, por ejemplo, éstos se encuentran en los lados de triángulos equiláteros [*véase la figura 3*]. Con mi análisis comprendí que los rayos luminosos que crean la imagen de un corredor se reflejan todos en los espejos bajo ángulos de 60 grados. De ahí que viajen siempre paralelamente a un lado de un triángulo. Para no recargar el dibujo, he trazado una línea, que llamo trayecto luminoso, que representa los rayos que crean una única imagen de un corredor. Las reflexiones de la luz las he numerado en orden sucesivo. La luz penetra en el laberinto por el punto rotulado con 0.

Mirando al interior de este laberinto a lo largo de cualquiera de las líneas de partida que se presentan ante un observador, éste percibirá un corredor que se extiende ante él [*véase la figura 5*]. Supongamos que los espejos estén enmarcados como los de Lucerna. El corredor aparenta tener cuatro marcos de puerta. El suelo del corredor se compone de los triángulos que atraviesa el trayecto luminoso. Al fondo del corredor se ve una imagen de lo que haya en el otro extremo del trayecto luminoso que sale del laberinto. Si en el punto 0 se sitúa un observador, éste se verá a sí mismo al fondo del corredor, girado en un ángulo de 60 grados. La luz que forma esa imagen parte del observador en el punto 0, atraviesa la secuencia de reflexiones 4 a 1 y, al final, regresa al punto 0, donde la interceptan los ojos del observador.

Otro modo de representar el laberinto es dibujar una vista en planta del corredor que se percibe al mirar a su interior [*véase la figura 4*]. El punto 0 se encuentra en ambos extremos del corredor. Los triángulos y los marcos de las puertas que atraviesa el trayecto luminoso se encuentran entre dichos extremos.

Si nos colocamos en el punto 0 y miramos el interior del laberinto, veremos dos corredores, uno que se extiende desde la reflexión 1 y otro que se extiende desde la reflexión 4. Para ver cualquiera de ellos dos, debemos encarar la dirección correcta; todas las demás direcciones nos darán un barullo de imágenes. Si nos colocamos en el triángulo de entrada, al girar sobre nosotros mismos veremos cuatro corredores. Dos de éstos se componen únicamente de un solo marco de puerta. Si nos colocamos en un triángulo más adentrado en el laberinto, sin que veamos directamente la entrada, desde nosotros se extenderán seis corredores,

con independencia de que el triángulo esté delimitado por uno o dos espejos. Esos corredores son respectivamente paralelos a un lado del triángulo. Y si miramos en cualquier otra dirección, volveremos a ver una confusa mescolanza de imágenes.

Pronto me di cuenta de que no descubriría nunca las propiedades comunes a los laberintos si no los dibujaba según un plano. Lo que necesitaba era construirlos sitemáticamente a partir de un diseño inicial básico y bajo reglas fijas. El diseño inicial había de ser el más sencillo entre todos los laberintos capaces de dar la imagen de un corredor, es decir, un único triángulo bordeado de dos espejos. En este laberinto, el trayecto luminoso para la imagen de un corredor requiere una reflexión en cada espejo. Si nos colocamos en la entrada del laberinto, veremos dos corredores, cada uno con dos marcos de puerta.

Partiendo de ese laberinto elemental, construí otros complejos mediante una operación que yo llamo de despliegue. Esta supone sustituir un espejo del borde externo de un triángulo por dos espejos nuevos pertenecientes a un triángulo contiguo al laberinto. Así, éste crece porque el despliegue le añade un triángulo. A veces, un despliegue puede producir un espejo de dos caras que se proyecta al interior del laberinto desde el perímetro.

La ventaja de construir un laberinto por repetición de despliegues estriba en que cada uno de éstos deja inalterado el trayecto luminoso en el resto del laberinto. Tras añadir un despliegue, la luz pasa por el nuevo triángulo reflejándose una vez en cada espejo y, luego, prosigue como antes por el resto del laberinto. Esto nos permite generalizar algo acerca de un laberinto construido por despliegues sucesivos a partir del laberinto elemental. No importa cuan grande o complicado se haga el laberinto, el trayecto luminoso penetra en él, se refleja una vez en cada espejo y, seguidamente, sale. Por tanto, el corredor que vemos al mirar hacia el interior del laberinto desde el punto 0 debe presentar un marco de puerta por espejo y nuestra imagen en el fondo. Dentro del corredor veremos el interior entero del laberinto. Cuando estemos dentro de éste, cada uno de los seis corredores que parten de nosotros tiene su entrada en el extremo más lejano.

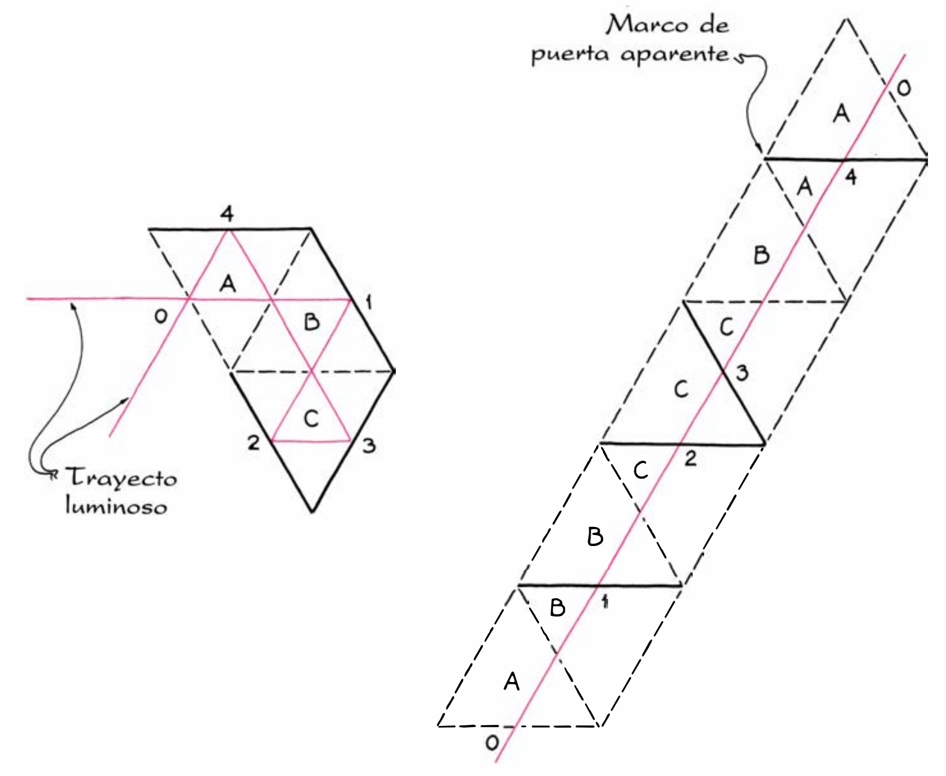
A partir del laberinto elemental, construí un laberinto bastante complicado mediante despliegues repetidos [*véase la figura 8*]. Adviértase que el proceso dejó varios espejos de dos caras en el laberinto. Las reflexiones del trayecto luminoso están numeradas en un orden basado en la elección arbitraria del sentido del trayecto. (Podríamos invertir ese orden si eligiéramos el sentido contrario.) Incluso sin seguir el trayecto luminoso a través del laberinto, puedo garantizar que se refleja una sola vez en cada espejo porque el laberinto está construido por despliegues.

En la ilustración se incluye, asimismo, la manera de representar la secuencia de reflexiones en forma de bucle. La línea indicativa del trayecto luminoso penetra en el bucle por el punto 0 y recorre todos los números representativos de las reflexiones hasta que sale del bucle por 0. Todos los laberintos construidos por despliegues tendrán bucles similares, cada uno de éstos con una única línea que recorre todos los números.

Nuestra posición dentro de un laberinto puede representarse mediante un número del bucle. Los tramos de bucle entre el punto donde estamos y el punto 0 de entrada representan dos de los corredores que podemos ver. Así, pues, como desde cualquier triángulo adentrado en el laberinto podemos observar tres pares de corredores, nuestra posición estará representada por tres números. Si el triángulo carece de espejos, los puntos aparecen separados en el bucle. Si el triángulo tiene un único espejo en su perímetro, dos de los puntos son adyacentes. Si el triángulo se compone de dos espejos en vértices de 60 grados, los tres puntos serán adyacentes.

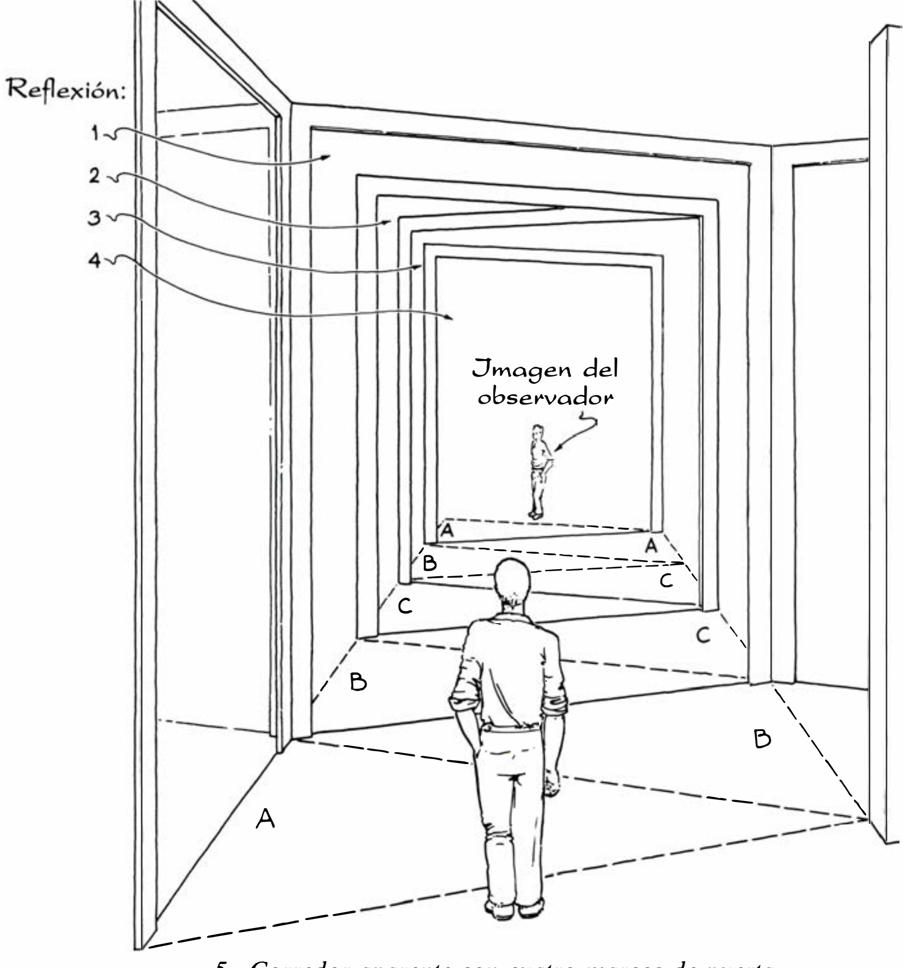
Supongamos que se retira uno de los espejos del perímetro del laberinto para dotar a éste de una segunda abertura. Por ejemplo, si retiramos mentalmente el espejo asociado a la reflexión 17, el bucle se altera. Con esta disposición, entra por 0 una línea, pasa desde 1 hasta 16 y abandona el bucle en 17. Otra línea penetrará por 17, pasará de 18 a 23 y saldrá por 0. En resumen, la eliminación de un espejo del perímetro divide en dos el bucle y produce dos trayectos luminosos independientes dentro del laberinto.

En el punto de entrada 0 seguiremos viendo dos corredores, aunque ahora no estén relacionados. En una dirección se nos ofrece un corredor con marcos correspondientes a las reflexiones 1 a 16; y, en la otra dirección, veremos un corredor con los marcos de las reflexiones 23 a 18. En el fondo de cada corredor contemplaremos lo que haya ante la nueva abertura del laberinto. Cuando estemos dentro del laberinto, algunos de los corredores que partan de nosotros presentarán al fondo la abertura original, mientras que otros portarán la nueva. (Es posible alterar el laberinto de modo análogo intercalando una escena no reflectora en la posición 17, en lugar de practicar una abertura en ella.)



3. Trayecto de la luz en el laberinto

4. "Corredor aparente"



5. *Corredor aparente con cuatro marcos de puerta*

¿Qué ocurre si, tras devolver el espejo a la posición 17, retiramos un espejo de dos lados? Para comprobarlo, retiré el espejo de las reflexiones 1 y 20, el de las 3 y 16 y el de las 4 y 11. Estas operaciones dividen el trayecto luminoso en cuatro partes [*véase la figura 9*]. Entonces, veremos, desde la entrada al laberinto, un corredor de sólo tres marcos de puerta (reflexiones 21, 22 y 23), al fondo del cual habrá una imagen nuestra.

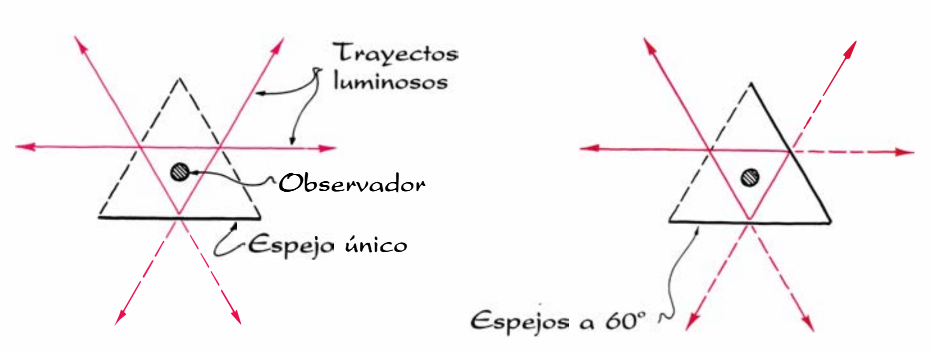
Podemos mirar más hacia el interior del laberinto con sólo adelantarnos hasta el segundo triángulo. Ahí, interceptaremos otro trayecto luminoso, compuesto de las reflexiones 2, 17, 18 y 19. Por ser cerrado este trayecto luminoso (no está cortado ni por una entrada ni por una escena no reflectora), los corredores que genera serán en principio de extensión infinita. Por ejemplo, si miramos hacia la reflexión 2, observaremos un corredor que se alarga con un número infinito de marcos. Nuestra imagen aparecerá periódicamente en la distancia. (Con espejos reales, los marcos alejados y nuestras imágenes se difuminarían tanto que no los discerniríamos.)

Gran parte del laberinto permanece oculto, aun cuando penetremos en él unos cuantos triángulos más. Imaginemos a alguien oculto en su interior, exactamente en la posición del punto negro situado frente al espejo responsable de la reflexión 7. ¿Cuándo la veremos por primera vez en un corredor? No aparecerá a nuestra vista hasta que entremos en el trayecto luminoso cerrado en el cual se halla. Ese trayecto luminoso lo alcanzaremos en el punto coloreado, tras doblar la esquina del espejo de las reflexiones 5 y 22. Puede que lo vislumbremos antes, entre el revoltijo de imágenes de corredores, pero sin tener pistas acerca de su posición. Incluso en la mancha coloreada podemos engañarnos, pues el corredor donde se encuentra se extiende hacia las reflexiones 5 y 10. Siguiendo el corredor hacia la reflexión 10 y doblando la esquina del espejo de las reflexiones 9 y 18, veremos al fin a la persona directamente.

La eliminación de los espejos de dos caras puede estudiarse con una representación en bucle del laberinto. La desaparición de uno de estos espejos crea un «puente» en el bucle. Por ejemplo, la desaparición del espejo responsable de las reflexiones 1 y 20 tiende un puente entre esas dos posiciones. Análogamente, la desaparición de los espejos 3-16 y 4-11 crea dos puentes más. La línea del bucle que entra por 0 y se dirige hacia la reflexión 1 pasa inmediatamente a la reflexión 21. Seguidamente, pasa por 22 y 23 y sale por 0. Otra línea pasa desde la reflexión 2 por las reflexiones 17, 18 y 19, quedando atrapada entre dos puentes. La tercera línea, atrapada asimismo entre un par de puentes, se compone de las reflexiones 12 a 15. El trayecto luminoso cruza un puente desde 15 hacia las reflexiones 3 y 4, pero otro puente lo retorna. La última línea, limitada por el puente entre 4 y 11, se compone de las reflexiones 5 a 10.

Así nos es dado estudiar de qué modo la desaparición de un espejo de dos caras altera los trayectos luminosos dentro de un laberinto, sin construirlo, ni siquiera replantearlo. Para ello se empieza con el bucle, se añade un puente entre los números correspondientes a las reflexiones del espejo y, a continuación, se trazan líneas por dentro del bucle. La primera empieza en 0. Cuando se llegue a un puente, se la lleva al otro lado del bucle. A veces, se puede encontrar inmediatamente un nuevo puente a ese otro lado del bucle.

En otra experiencia retiré del laberinto todos los espejos de dos lados [*véase la figura 10*]. La representación en bucle es complicada, pero se com-



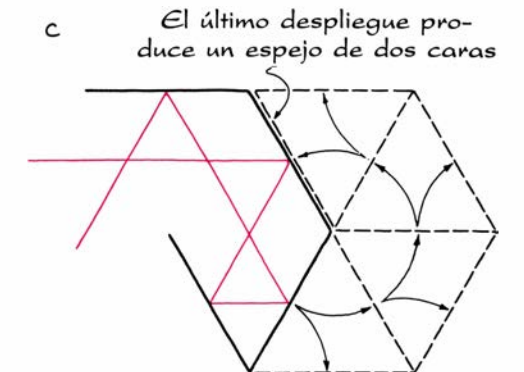
6. *Composiciones que crean un corredor aparente*

a

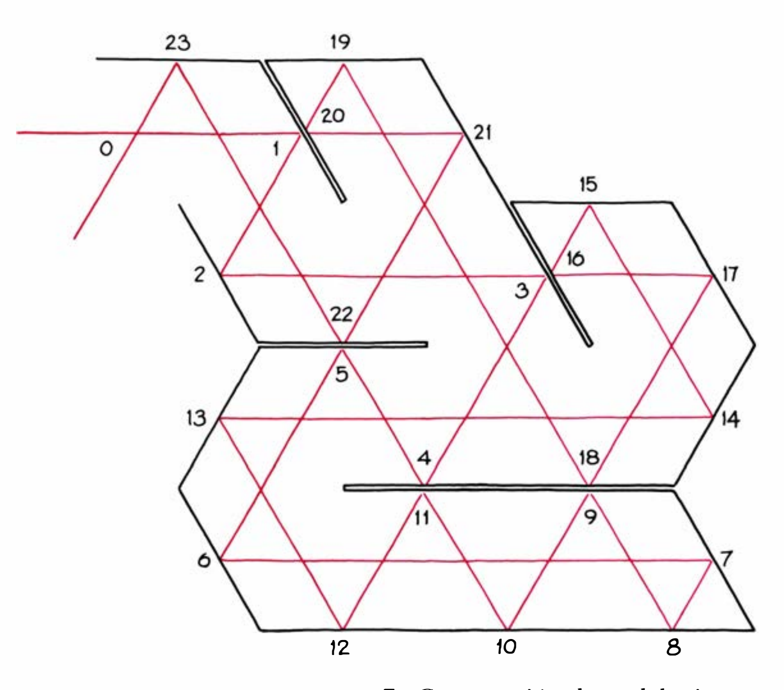
b

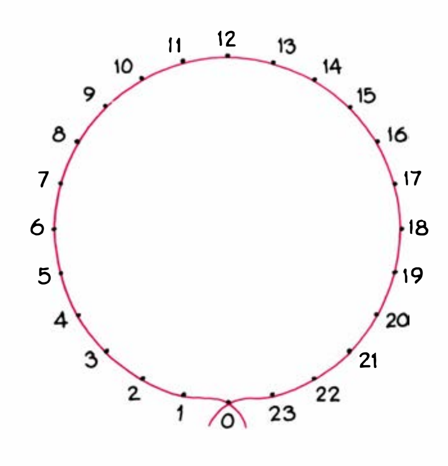
Trayecto luminoso

Despliegues

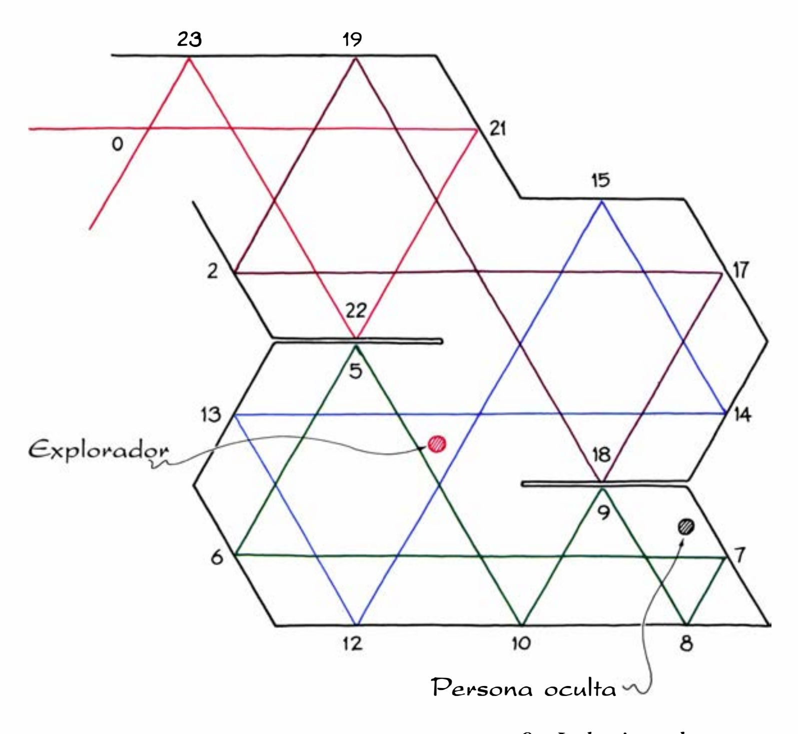


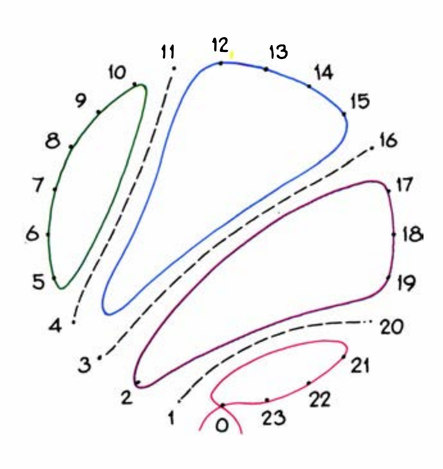
8. Laberinto y su bucle representativo



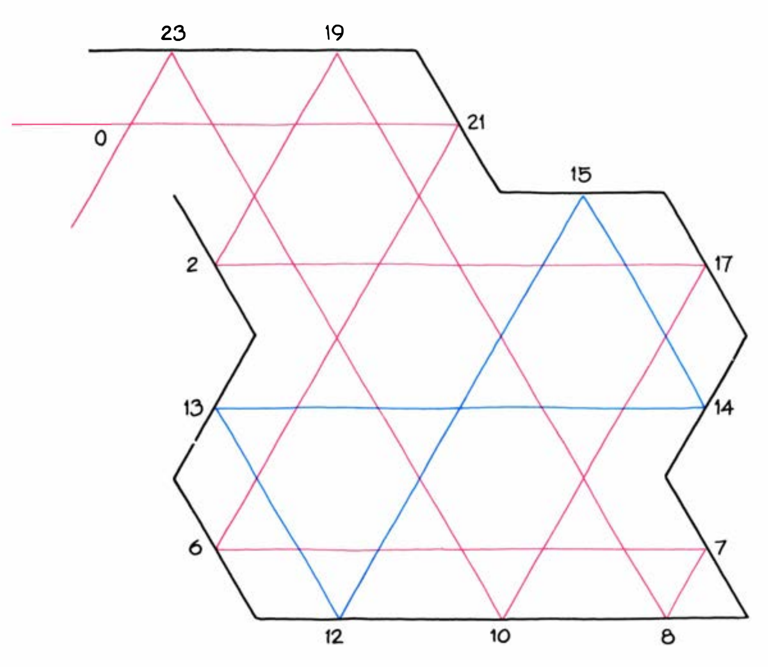


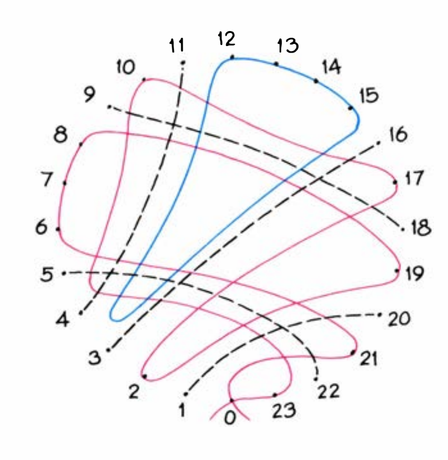
7. Construcción de un laberinto por despliegues sucesivos





9. Laberinto de cuatro corredores





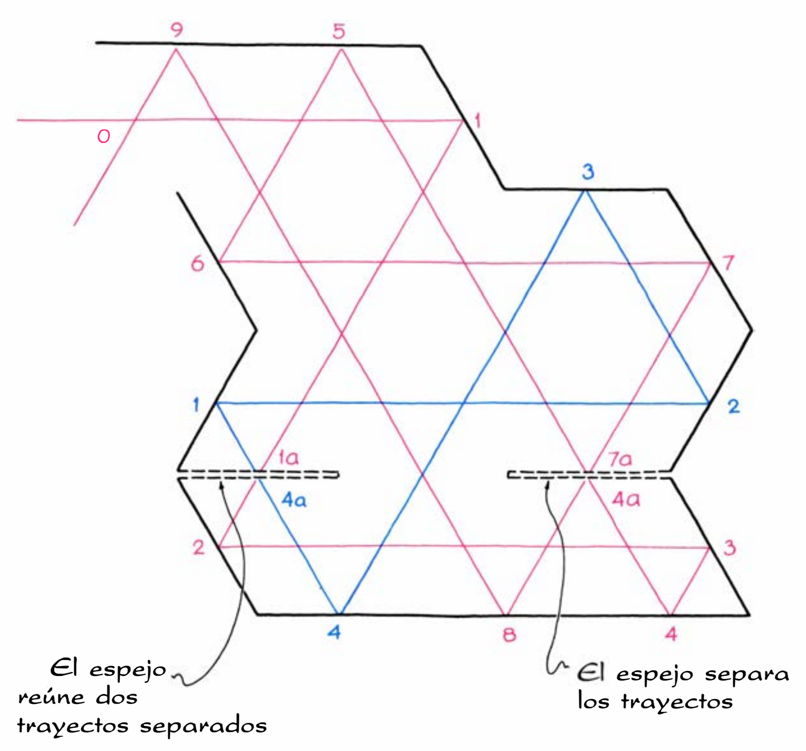
10. Laberinto representado por un bucle complejo

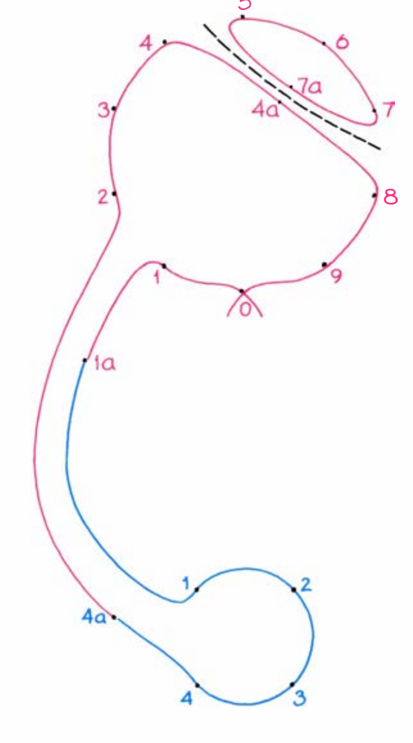
pone de sólo dos líneas, indicando que el laberinto posee sólo dos trayectos luminosos. Una línea entra por 0, sigue por un puente a 21, por otro puente a 6, 7 y 8 y, desde ahí, por otro puente a 19. Desde ese punto sigue puentes a 2, 17 y 10. Seguidamente, un puente la lleva a 4 pero, inmediatamente, otro puente la devuelve a 23. Finalmente, pasa desde 23 a 0 y sale del laberinto.

La otra línea es más simple y corresponde a un trayecto luminoso cerrado. Este se compone de las reflexiones 12 a 15 y está acotado por dos puentes. El laberinto no resultaría divertido para jugar al escondite, pese a que este segundo trayecto luminoso esté lejos de la entrada. Al penetrar en el laberinto, veremos la mayoría de su interior. El esquema no necesita corredores.

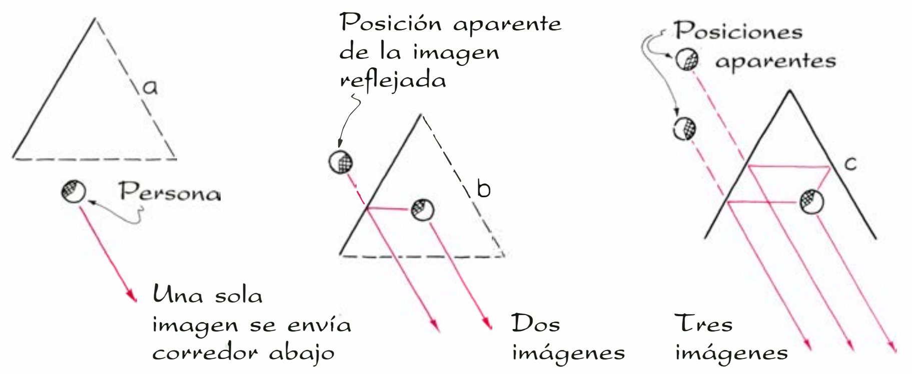
El efecto de retirar un espejo de dos caras puede generalizarse con ayuda de una representación en bucle del laberinto. Imaginemos un bucle ya fragmentado a causa de puentes tendidos por desapariciones previas de espejos. Si una nueva retirada añade un puente dentro de un fragmento, el fragmento en cuestión se partirá en dos. Por tanto, la retirada dividirá un trayecto luminoso del interior del laberinto en dos trayectos luminosos. Pero si la retirada establece un puente entre dos fragmentos, ambos se unirán y dos trayectos luminosos se juntarán dentro del laberinto.

Otra manera de modificar un laberinto es añadir espejos de dos caras. He estudiado de qué modo esta operación modificaría el laberinto vacío que les he descrito [*véase la figura 11*]. Por comodidad, he renumerado las reflexio-





11. Efecto de intercalar espejos



12. Imágenes múltiples de una persona en un corredor

nes y vuelto a dibujar los bucles como fragmentos separados. El mayor de éstos consta del punto 0 y las reflexiones 1 a 9. El más pequeño es cerrado y consta de las reflexiones 1 a 4.

En este ejemplo, se manejan dos tipos de añadidos. En la parte izquierda del laberinto se agrega un espejo en un lugar donde se cruzaban los dos trayectos luminosos independientes. Así, el nuevo espejo los enlaza y, con ello, enlaza los fragmentos de bucle respectivos. La reflexión en una cara del nuevo espejo se designa por 1*a* (porque es intermedia a los puntos 1 y 2 del trayecto luminoso inicialmente más largo) y por 4*a* la reflexión en la otra cara (pues es intermedia entre los puntos 4 y 1 del trayecto luminoso inicialmente más corto). Estas reflexiones se encuentran en puentes que unen los dos fragmentos de bucle.

En la derecha del laberinto el espejo añadido está en un punto donde uno de los trayectos luminosos se cruzaba consigo mismo. Las nuevas reflexiones se designan por 4*a* y 7*a*. En el fragmento de bucle, la reflexión 4*a* está en un puente entre 4 y 8 y la 7*a* en un puente entre 5 y 7. Este tipo de añadido separa en dos un trayecto luminoso. Al igual que la retirada de un espejo de dos caras, la adición de este espejo puede partir en dos un fragmento de bucle y un trayecto luminoso, o bien puede conectar dos fragmentos y dos trayectos luminosos.

En principio, puede construirse cualquier laberinto a partir del elemental de dos espejos, ampliándolo mediante despliegues. Hasta ese momento habrá un trayecto luminoso y podremos ver el interior completo mirando por un corredor desde la entrada. El corredor presenta un marco de puerta por cada espejo y nuestra imagen al fondo. En el interior del laberinto, los seis corredores que parten de nosotros exhiben al fondo la imagen de la entrada.

Cambiando el número de espejos de dos caras, abriendo otra entrada o sustituyendo un espejo por un objeto no reflector, el trayecto luminoso se parte en dos. Entonces, la visión que se tiene desde la entrada, o desde cualquier sitio del interior, está limitada. Cuando paseamos por el laberinto, nos cruzamos con diferentes trayectos luminosos y encontramos nuevos corredores con escenas diferentes al fondo, o bien corredores que se extienden indefinidamente. Sugiero, como pasatiempo, seguir la pista de los trayectos luminosos y establecer los bucles de la Galería de los Espejos. ¿Dónde veremos cada escena por primera vez? ¿Dónde puede alguien ocultarse a nuestra vista?

Supongamos que vemos en un corredor no cerrado la imagen de una persona que no observamos directamente. El número de imágenes que veamos depende de la disposición de los espejos y de la posición que ocupe la persona en el corredor. Supongamos que se encuentre junto al borde de un espejo, fuera del .triángulo [*véase la figura 12*]. El trayecto luminoso a lo largo del cual la vemos se extiende hacia la parte inferior derecha. Supongamos que la persona está encarada a esa dirección. Contemplaremos entonces una única imagen de su parte delantera debida a rayos de luz que se mueven directamente a lo largo del trayecto luminoso.

Pero si penetra en el triángulo, observaremos una imagen adicional producida por rayos de luz que parten de su parte posterior derecha, se reflejan en el espejo y viajan por el corredor hacia nosotros. Si estuviera en un vértice de 60 grados, veríamos una tercera imagen formada por rayos que parten de su parte posterior izquierda, se reflejan una vez en cada espejo y viajan por el corredor hacia nosotros.

¿Pueden darse imágenes múltiples de la persona con otra disposición de los espejos? ¿Cuál es el número máximo de imágenes de esa persona que podemos ver en un corredor no cerrado? ¿Cuál es el número máximo de imágenes de nosotros mismos que podemos observar en un corredor así?

Libros

Río Tinto, física en el medievo, acueductos romanos y Averroes

Francisco Bustelo, Luis Alonso, Fremiot Hernández y Antonio Prevosti Monclús

NUNCA EN EL CUMPLEAÑOS DE LA REINA VICTORIA. HISTORIA DE LAS MINAS DE RIO TINTO, por David Avery. Labor; Barcelona, 1985. ¿Cómo pueden resultar tan apasionantes los avatares de una prosaica mina de piritas cupríferas y sulfúreas? Mucho se debe, claro es, a la excelente pluma del autor (y, en la versión castellana, a la no menos excelente traducción de José María Naharro Calderón), pero hay algo más. Está la historia misma de un país muy antiguo –las minas se empezaron a explotar ya antes de los romanos, aunque la narración empiece a principios del siglo XVIII– y está también la historia económica comparada de un país hasta hace poco subdesarrollado, España, y de la gran potencia económica del siglo XIX, Gran Bretaña.

Con el apoyo de la propia empresa, David Avery escribió esta obra –cuyo título se refiere a que el ferrocarril minero a Huelva funcionaba todos los días del año, salvo los domingos y en el cumpleaños de la reina Victoria– para contar la vida de la *Rio Tinto Company*, sociedad británica que se constituyó en 1873 para explotar los yacimientos onubenses sitos en lo que es hoy el término municipal de Minas de Río Tinto, hasta que en 1954 se vendieron a un consorcio español. (A partir de esta fecha, la compañía inglesa, tras diversas fusiones, se convirtió en *Rio Tinto-Zinc Corporation*, con intereses en varios países pero ya no en España. La Compañía Española de Minas de Río Tinto, establecida cuando se compró la mina a los ingleses, acabó integrada en la gran sociedad Unión Española Río Tinto.)

El primer tercio del libro cuenta lo que sucedió con las minas en los siglos XVIII y XIX, hasta la aparición de los británicos. En el siglo XVI, las minas, abandonadas desde no se sabe cuándo, se redescubrieron por un importante personaje, miembro del Consejo de Hacienda, pero no llegaron a explotarse. Esto sólo se hizo desde 1725 y con poca fortuna, por cierto, pues aunque aquellas riquezas enterradas atrajeron a muchos, la sociedad española carecía de los capitales, la tecnología y los empresarios para extraerlas de modo rentable.

Intentos, sin embargo, no faltaron. Un sueco licenciado del ejército holandés, otro sueco españolizado, minero de profesión y sobrino del anterior, una aristócrata inglesa católica y su marido, aspirante al trono de Polonia, un antiguo sastre valenciano, un competente afrancesado, un cura párroco inventor fecundo y pésimo organizador, un desalmado tesorero llamado el Satanás de las minas y un marqués ilustrado, son, entre otros, los personajes que, retratados con mano maestra, desfilan ante el asombrado y divertido lector (la obra debería contar con un índice onomástico que brilla por su ausencia). Fiel reflejo, sin duda, de la España del Setecientos y del Ochocientos, tan mal preparada por lo general para los empeños económicos y donde junto a alguna que otra persona honrada y capaz proliferaban pícaros y soñadores y donde un Estado burocratizado y con constantes agobios hacendísticos intentaba y no podía impulsar la riqueza del país.

España, como es sabido, tuvo, más bien como excepción a su cicatera naturaleza, abundantes recursos minerales, muchos de ellos hoy agotados o muy disminuidos. Cuando Europa inició la revolución industrial y hubo gran demanda de materias primas, esos recursos podían haber sentado las bases del desarrollo económico español. Pero para ello hacían falta elementos de los que el país carecía. La participación extranjera, en conjunción con intereses nacionales y acompañada de las debidas salvaguardias, hubiese podido brindar una solución, al menos hasta que se hubiese alcanzado el nivel necesario para explotar los recursos propios sin ayuda exterior.

Así ocurrió en los hierros vizcaínos que, explotados conjuntamente por ingleses y vascos, contribuyeron a la prosperidad bilbaína. Así no sucedió, en cambio, con los minerales andaluces, tal vez porque la España meridional, más atrasada, no contaba con los capitales necesarios o con la mentalidad adecuada para participar en empresas mixtas.

Ello condujo a que, en 1873, con la izquierda de entonces en el poder tras la Gloriosa Revolución, las minas de Río Tinto se vendieran a los británicos. El reconocimiento de la incapacidad patria, la necesidad de allegar recursos como fuera para las mermadas arcas públicas y las propias ideas de los liberales en el poder explican esa decisión. Tres millones y medio de libras esterlinas, poco menos de cien millones de pesetas de entonces y unos 20.000 millones de las de ahora, si es que cabe hacer comparaciones, eran una suma respetable pero, claro es, muy inferior a lo que valían aquellas riquezas. El capital lo reunió sin grandes problemas un gran empresario inglés, Hugh Matheson, don Hugo para los españoles, auténtico paradigma de capitalista decimonónico, y presidente de la Compañia hasta su fallecimiento en 1898.

Aunque Avery no sea un historiador de la economía y no cuantifique ingresos y gastos, de las cifras que ofrece de cuando en cuando se advierte que a pesar de la suma gastada en la adquisición del yacimiento y de las muchas inversiones que se hicieron, el negocio fue redondo para la compañía británica, que repartió dividendos anuales que rara vez bajaron del 20 % del capital social y que en algunos años llegaron nada menos al 100 %.

La historia de esa empresa tan rentable es la historia de unos británicos –al autor, tan insular a veces, le sorprende que no se distinga a los escoceses y se llame ingleses a todos por igual– que, bajo la alta dirección londinense, tuvieron que superar, amén de la tormentosa historia política española, muchas dificultades técnicas en un contexto no siempre fácil, en el que contaban con una mano de obra abundante y barata pero poco sumisa (la influencia de los socialistas, a los que el autor llama siempre comunistas, y de los anarquistas fue siempre grande entre aquellos mineros) y con el apoyo de un Estado, cuyos favores se obtenían en caso necesario gracias a los buenos oficios de políticos españoles, a los que, sin pudor alguno por ninguna de las partes, se ofrecían pingües sueldos o recompensas por defender los intereses de la Compañía en Huelva, Sevilla o Madrid.

Además de los accidentes, que cobraban un pesado tributo de vidas humanas –aunque los ingleses se preocuparan siempre por la seguridad en la mina y no vacilaran en arriesgarse ellos

mismos cuando había que hacer algún salvamento– también hubo enfrentamientos con los obreros, como uno terrible en 1888 con medio centenar de muertos oficiales y muchos más que enterraron los familiares en las escombreras para evitar las represalias, o la guerra civil de 1936, en la que los británicos asistieron horrorizados a los excesos de ambos bandos y, en particular, a las represalias nacionalistas, con el fusilamiento de 300 mineros. (Aquí, por cierto, el autor no es siempre ecuánime o certero en sus apreciaciones, por lo que vienen muy a cuento algunas notas de pie de página del traductor.)

Todo ello, sin embargo, en nada empaña el contenido de la obra, que deberían leer historiadores, economistas, sociólogos, ingenieros, sindicalistas y empresarios. (F. B.)

APPROACHES TO NATURE IN THE MIDDLE AGES. Preparado por Lawrence D. Roberts. "Medieval and Renaissance Texts and Studies." State University of New York at Binghamtom; New York, 1982. La creación del mundo tiene para muchos connotaciones beligerantes. Inconscientemente les evoca un recurso "metafísico" contrapuesto a la "explicación" evolutiva de los procesos de la vida, cuando no una descripción "infantil" de la cosmogénesis y biogénesis. Sería bueno deshacerse cuanto antes de esos puntos de vista alicortos. Ni la afirmación de la creación original de la materia, la energía o las fuerzas fundamentales contradice las leyes de la evolución –cósmica o biológica–, ni el relato mosaico es obstáculo cerrado contra la investigación de la naturaleza. Menos lo fue para los medievales. La física medieval —lo saben los expertos— hay que buscarla en los comentarios aristotélicos y en los tratados sobre la creación. La glosa al libro del Génesis suele compendiar la teoría y el cómputo del tiempo, así como el instrumental matemático asociado. (Por no citar el despegue arquitectónico y pictórico a que dio lugar, y que es el objeto de estudio del trabajo de Dorothy Glass: *In Principio: The Creation in the Middle Ages*, incluido en esta obra.)

La metáfora del "lirio de los valles", símbolo de la casa real francesa y de la ciudad de Florencia, le da pie a Robert A. Koch para esbozar una sugestiva polémica histórica sobre esa planta, con incursiones en la recreación simbólica del mundo vegetal y su valor científico. La historia de la botánica se enriquecería con estudios monográficos ceñidos a la anatomía, taxonomía y geografía de esa y otras plantas de recurso literario, moral y pictórico frecuente. El del *Lilium convallium*, en concreto, se prolonga hasta bien entrado el siglo XVI, en que dos botánicos de primera fila, Amado Lusitano y Pietro Andrea Matthioli, discrepan a la hora de identificarlo: "Lusitano, quien sigue en esto a ciertos autores modernos, juzga con craso error que el 'lirio de los valles' es el 'Ephemerus'. No hay tal. Este carece de hojas... ni la raíz es la misma... ni el tallo..." [*Epistolarum Medicinalium Libri Quinque*, Lugduni, 1564; p. 266].

Contra el aristotelismo medieval se ha venido objetando –desde la Scienza Nuova– que introducía fantasmas en la naturaleza (la substancia). A este respecto apenas si han avanzado los críticos más allá del célebre "Origen de las formas" de Robert Boyle. En vez de explicar los cambios de estado que operan en la naturaleza apelando a la presión, a la temperatura u otra magnitud termodinámica, los escolásticos, dícese sin pestañear, se refugiaban en unos fantasmagóricos cambios de formas substanciales. Jamás A. Weisheipl reconstruye el concepto de naturaleza –*physis*– en Aristóteles como entidad última y principio de todo cambio y deslinda la interpretación de Avicena que introduce un factor externo –el dador de las formas– de la interpretación de Tomás de Aquino, para quien el cambio se halla en la razón de ser de las cosas y su relación con el medio, es decir, de la constitución de los seres y de las fuerzas a que están sometidos. William A. Wallace, al comentar el artículo de Weisheipl, explica hasta qué punto Galileo –y con él la mecánica moderna– arranca de esa dispar concepción de la naturaleza y su movimiento o cambio.

La física y biología medieval no se cerraron en las perífrasis ni en el comentario *ad litteram*. La práctica observacional y cuestiones como el significado real del punto, la recta, la superficie, el instante, la variación uniforme o estocástica, el continuo, el problema del límite, especie, vegetal, etcétera, fueron abordados desde un triple enfoque: depuración terminológica, coherencia lógica interna y significado físico o naturalista. (L. A.)

FRONTINO. LOS ACUEDUCTOS DE ROMA. Edición crítica y traducción por Tomás González Rolán. C.S.I.C. Madrid, 1985. La Colección Hispánica de autores griegos y latinos del Consejo Superior de Investigaciones Científicas, siguiendo las mismas técnicas editoriales de la no tan antigua colección de textos "Alma Mater, S.A.", ha publicado este volumen magníficamente presentado y encuadernado en tela.

A partir de la edición de este libro, los estudiosos de la cultura técnica en la antigüedad grecolatina no tienen por qué acudir exclusivamente a traducciones extranjeras. En efecto, hasta este momento no se poseía en España una versión de esta obra técnica de Sexto Julio Frontino, imprescindible para quien quiera conocer de verdad la ingeniería hidráulica romana y, más concretamente, las técnicas de las conducciones de agua, donde los romanos destacaron con tanta pericia no sólo en la ciudad de Roma sino también en el resto del Imperio, como lo demuestran las huellas de algunos acueductos que dos mil años más tarde se mantienen en pie.

Comienza el libro con una "Introducción" que González Rolán divide en cuatro capítulos. En el primero trata de situar al lector ante la personalidad y obra de Frontino. Dedica un epígrafe a reconstruir el discurrir de su vida, basándose en una serie de hitos y testimonios de otros autores antiguos que se poseen acerca de la misma (Tácito, Plinio el Joven, Marcial, etcétera), fijando para su nacimiento el reinado de Tiberio, inclinándose por el año 30 como fecha con mayor probabilidad (opinión ya manifestada por Kappelmacher) que el 35, a donde la trasladaba C. Herschel. Su muerte se produce entre el 103-104. En la vida pública Frontino fue *praetor urbanus, consul suffectus*, mando militar en la guerra contra Ciuilis y las provincias galas sublevadas, gobernador provincial en Bretaña, donde comenzó la calzada llamada *Via Iulia, curator aquarum*, cónsul dos veces y augur.

A partir del capítulo segundo, González Rolán se centra en la obra de Frontino que va a ser objeto de su libro: el *De aquaeducto urbis Romae*. Después de un epígrafe destinado a comentar el título y la división, donde rechaza denominaciones aceptadas por otros y que incluso aparecen en algunos manuscritos (*De aquaeductibus Vrbis, De ductibus aquarum, De aquae ductis*), y la separación en dos libros hecha por algunos editores, pasa a tratar del contenido, organización y fecha de composición. Tomando como base los códices *Ambrosianus I 29 Sup.* y *Scorialensis S. III 27*, deja sin una de sus apoyaturas la tesis de P. Grimal, según la cual Frontino sometió su tratado a una revisión puesto que los capítulos que van del 64 al 76 no son anunciados en la introducción. González Rolán, como ya apuntó L. Rubio, demuestra que estos capítulos vienen anunciados

en el 3,2 del *De aquaeductu*, cuando dice Frontino: "... enumeraré... la cantidad distribuida por cada uno de los acueductos fuera de la ciudad y dentro de ella y con qué respectivo caudal..." (p. 4).

Las fuentes y la intencionalidad del *De aquaeductu* no están del todo claras. El hecho de que sólo se puedan enumerar dos fuentes fundamentales quizá no se deba a que el resto de las mismas haya desaparecido, sino más bien a que no hubo más, porque, como señala González Rolán, Frontino "contó, en primer lugar, con sus propias observaciones, de las que casi obsesivamente nos va dando cuenta a lo largo del tratado" (p. XXIII), y sus obras "se caracterizan... por haber sido escritas después de la experiencia que da la práctica..." (p. XV). En cuanto a los objetivos, González Rolán ve, además de los expuestos por el propio Frontino en los dos primeros capítulos, el reflejo de un serio compromiso de su autor en el intento, por parte de los emperadores Nerva y Trajano, de corregir los abusos y favoritismos del régimen precedente.

Pero, a nuestro juicio, la mayor aportación que hace González Rolán en esta obra está, además de la traducción del texto, en la aclaración de la tradición manuscrita, que ocupa el capítulo tercero de esta introducción. Hasta la edición de P. Grimal en el año 1944 se había admitido la hipótesis de J. Rondelet (1820) según la cual el *codex Cassinensis 361* era la única fuente de todos los demás manuscritos conservados de esta obra de Frontino. A partir de este momento casi todos los estudiosos (a excepción de R. H. Rodgers), ante la evidencia de los hechos, aceptan una doble familia en la tradición manuscrita del *De aquaeductu*. Apoyándose en el descubrimiento hecho por el profesor L. Rubio en el año 1963, González Rolán da un paso más y, a través de una serie de razonamientos, establece una nueva genealogía de los códices (p. LV), llegando a la conclusión de que existió un mismo modelo para el *Cassinensis* y un hiparquetipo que él denomina *z*, de donde procede el resto de los manuscritos. Recurriendo a la técnica de los "errores conjuntivos" y "errores separativos" propugnada por P. Maas para definir toda tradición manuscrita, va demostrando una serie de hechos que le llevan a dicha conclusión final: así, por ejemplo, los manuscritos *Ambrosianus, Scorialensis, Estensis, Vaticanus* y *Middlehillensis* proceden de un modelo común (que él llama *y*) puesto que tienen los mismos errores y omisiones frente a los manuscritos *Cassinensis* y *Urbinas*. El *Vaticanus* y el *Middlehillensis*, por su parte, remontan al mismo modelo (que denomina *v*), pues presentan los mismos errores y omisiones frente al *Cassinensis, Urbinas, Ambrosianus, Scorialensis* y *Estensis*; pero son independientes el uno del otro.

En fin, siguiendo este procedimiento se ve obligado a apartarse de la tesis de L. Rubio (quien afirmó que el *Vaticanus* y el *Middlehillensis* tienen como modelo al *Ambrosianus*) y a sostener que los tres proceden de una fuente común, ya que en los dos primeros constata errores comunes que no se encuentran en el tercero y viceversa, además de las buenas lecturas de los dos primeros, que aparecen también en otros manuscritos, pero no precisamente en el tercero (p. XLI).

La bibliografía que aporta es muy copiosa y en ella encontrará el lector no solamente todo lo publicado (e incluso inédito) que verse de lleno sobre el *De aquaeductu*, sino también cualquier otro artículo que trate el tema de la hidráulica aunque sólo sea de paso.

Tras las 78 páginas que comprende la introducción, aparece el texto latino en las páginas de la izquierda y la traducción en las de la derecha con la misma paginación. Al pie del texto latino aporta un extenso aparato crítico con las lecturas de los diversos manuscritos y conjeturas de los mejores editores y comentaristas. Al pie de las páginas de la traducción aclara con frecuentes e interesantísimas notas aquellos puntos que pudieran ofrecer dificultad, ayudando al lector a la mejor intelección del texto. Precisamente, si alguna observación hemos de hacer a este libro, es que estas notas, lo mismo que la introducción, no aparecen anunciadas en el subtítulo, que se limita a poner fríamente *edición crítica y traducción*, cuando, sin duda alguna, hubiera quedado más completo y respondido más al contenido si se hubiese subtitulado *Introducción, edición crítica, traducción y notas*.

Termina el libro con un *index nominum et rerum*, donde nos parece ver que su autor ha hecho una selección doble: en primer lugar las palabras técnicas de la hidráulica, de las que da la oportuna traducción y la cita donde se encuentran; en segundo lugar, los nombres propios, de los que, como es lógico, no hace falta su traducción, pero sí aparece especificada su ubicación a lo largo del texto.

En suma, recomendamos esta obra porque es útil para estudiosos de diversos campos: para el filólogo y el lingüista, pues en ella encontrará, además de la buena lección de crítica textual dada por González Rolán, la prosa de un autor latino cuyo "estilo tiene semejanza con el de Cicerón, aunque su modo de proceder sintético haga recordar las obras de Julio César" (p. XXVI); para el historiador y arqueólogo, ya que como señala G. Germain de Montauzan, es un verdadero tesoro de informaciones precisas sobre el recorrido de los nueve acueductos que en el siglo I abastecían de agua a la ciudad de Roma, de sus fechas de construcción, destino, entretenimiento, vigilancia y distribución de las aguas; para el jurista, porque es imprescindible para el conocimiento del *ius aquarum* y de los problemas de la administración del servicio de aguas en la época de los primeros Antoninos y en la Antigüedad en general; para el ingeniero, pues como afirma Benjamin Farrington, es el mejor ejemplo de ciencia al servicio del público, legado por la Antigüedad; en fin, para el público en general, pues la versión y comentario que ahora nos presenta González Rolán le dará la oportunidad de tomar contacto con el mundo científico, técnico y jurídico del siglo I de nuestra era. (F. H. G.)

AVERROES: GRAND COMMENTAIRE DE LA *MÉTAPHYSIQUE* D'ARISTOTE. LIVRE LAMBDA. Les Belles Lettres. Traducido del árabe y anotado por Aubert Martin. París, 1984. La posibilidad de acceder a la literatura filosófica árabe a través de buenas traducciones en lenguas europeas es todavía uno de los desiderata que tiene planteados hoy no sólo el filósofo, sino también el estudioso de la historia del pensamiento, la ciencia y la cultura occidentales. En España podemos felicitarnos de tener un arabismo arraigado y tenaz, con excelentes especialistas que además de sus estudios eruditos van poniendo a disposición del público cuidadas ediciones y traducciones de textos árabes de muy diversa índole (incluyendo campos de interés tan particular como la medicina o la lógica, por ejemplo). Pero todavía nos hallamos lejos de una situación satisfactoria.

De ahí nuestra bienvenida a la presente traducción francesa de una parte del *Gran Comentario* de Averroes a la *Metafísica* aristotélica, obra que ciertamente debe contarse entre las capitales del filósofo cordobés. Efectivamente, en ella se suman por así decir el carácter principal dentro de la filosofía aristotélica de la obra comentada, la *Metafísica*, y el carácter del Comentario, que pertenece a los llamados *Grandes Comentarios* de Averroes. Por

ende, la parte traducida es el libro Lambda (o libro XII), donde se concentra prácticamente toda la filosofía especulativa (física y metafísica) de Aristóteles y culmina con su teología del motor inmóvil, acto puro y viviente, entendimiento que se entiende a sí mismo.

Averroes, que con justeza recibió de los latinos el sobrenombre de "Comentador", fue, con Avicena, una de las figuras máximas de la transmisión semítica al Occidente cristiano de la ciencia y la filosofía griegas: su interpretación del aristotelismo fue en primer lugar la base de la comprensión latina de Aristóteles, aunque junto a ello fuera también el punto de debate en torno al cual giraron tensas disputas desde el siglo XIII hasta el XVII. Por todo esto, lo que el traductor, A. Martin, dice del *Gran Comentario* en general, nosotros lo hacemos extensivo a su traducción, es decir: que merece la atención de los arabistas, de los filósofos, los medievalistas y los historiadores del pensamiento.

Hoy conocemos ya suficientemente la figura del gran médico, jurista y filósofo andaluz Ibn Rušd –Averroes–, para abandonar la desfiguración de que fue objeto a través del llamado "averroísmo latino". Su lugar es el de un "faylasuf", un "filósofo" helenizante, tipo intelectual que tuvo su época de florecimiento, pero que la ortodoxia islámica en realidad nunca llegó a asimilar, cuya principal concepción es que el sentido oculto del Corán coincide con la verdadera filosofía elaborada por los griegos. Para Averroes, que recibe un aristotelismo teñido de neoplatonismo, la verdadera filosofía será el auténtico aristotelismo, que él se propone restaurar. Para ello escribe dos y hasta tres comentarios de las principales obras de Aristóteles –una Paráfrasis o resumen, un Comentario medio y un Gran Comentario, que incluye la cita literal de la obra comentada, desglosada en forma de "textos"–. En estos Comentarios Mayores se plasma una labor de paciente cotejador de las diversas traducciones que estaban a su alcance, así como de los diversos comentarios y opiniones que de la antigüedad llegaban a su conocimiento.

Su comentario al libro Lambda se inicia con un análisis sumario de cada uno de los libros de la *Metafísica*, en una especie de proemio que nos permite apreciar la visión de conjunto de Averroes sobre esta obra aristotélica. En cuanto al libro Lambda mismo, es curiosa su concepción, porque no lo entiende como directamente teológico, sino como dirigido principalmente a definir los principios de la substancia sensible eterna. Aristóteles distingue al comienzo del libro entre la substancia sensible y la substancia insensible e inmóvil, subdividiendo la primera en corruptible y eterna. A continuación, como resumiendo lo dicho en libros anteriores, expone los principios de la substancia sensible. Con ello ofrece una visión sintética de su hilemorfismo –su teoría de la materia y la forma– y sus concepciones sobre las causas. En lo que parece como una segunda parte del libro, Aristóteles se ocupa de la demostración de la existencia de una substancia eterna e inmóvil y de la manifestación de su naturaleza. Para ello se basa primeramente en la eternidad del movimiento y en la necesidad de un principio del mismo que sea acto y no potencia. Según Aristóteles, debe existir algo que se mueva eternamente con un movimiento incesante y circular: la esfera del primer cielo. Pero entonces, fundándose en que todo lo que se mueve es movido por algo, afirma la necesidad de un primer motor inmóvil, eterno e inmaterial, que, por ser también vida e inteligencia nobilísima, es precisamente Dios. Tal motor debe ser único, de manera que en él se funda el bien, el orden y la unidad del universo, que es una unidad semejante a la de una pluralidad bien gobernada.

Pues bien, Averroes en su Comentario explica que la metafísica trata de la Causa primera por ser principio de la substancia eterna (el primer cielo). Y así vemos cómo el comentarista se esfuerza en aclarar el difícil problema de las relaciones entre la física y la metafísica. En discusión con Avicena y con el propio Alejandro, Averroes define correctamente los respectivos objetos como el ente móvil y el ente en cuanto ente; pero a ello añade su tesis más característica: que no pertenece a la metafísica, sino a la física, el demostrar la existencia de los principios de la substancia natural. Mientras la física contempla los principios del ente móvil como causas materiales y eficientes, la metafísica los contempla como forma y como fin. Otro punto a destacar es su comprensión del hilemorfismo aristotélico, en el que penetra mejor que sus predecesores, entendiendo perfectamente el carácter potencial de la materia. Por último, digamos que, en sus comentarios en torno a las teorías aristotélicas sobre la divinidad, se hace evidente el racionalismo que autores como Gauthier le han atribuido, y que permite entender el origen de la consideración de impío en que ya sus coetáneos y correligionarios le tuvieron. Averroes afirma, por ejemplo, que la Providencia divina no se refiere propiamente a los individuos, sino a la especie; pero añade aún: "La verdad es que la Providencia existe y que lo que escapa a la Providencia resulta de la necesidad de la materia y no de una incapacidad del agente". No hay duda de que Averroes entiende la Providencia en el mero sentido de la acción natural del primer motor sobre el universo.

La presente traducción se ha basado en la edición crítica del P. M. Bouyges (edición que a la vez es la *editio princeps* del único manuscrito árabe que se conoce de esta obra). Comprende la traducción de la versión árabe de los "textos" de la misma *Metafísica* de Aristóteles, encabezando cada uno de los comentarios de Averroes. Estos, a su vez, suelen empezar reportando el comentario de Alejandro de Afrodisia, que es su principal guía. Averroes añade en ocasiones el comentario de Temistio, y lo discute, así como otras opiniones e interpretaciones recibidas, como las de Avicena. Con muy buen criterio, A. Martin ha traducido los "textos" de la *Metafísica* aristotélica literalmente, concediéndose mayor libertad en la versión de los pasajes del comentario que representan digresiones, desarrollos polémicos, etc.

La traducción, presentada en una breve introducción, viene acompañada por una bibliografía y cuatro índices –de voces árabes, voces griegas, nombres propios y comentarios de Averroes citados en las notas–. Pero sobre todo destaca el aparato de notas al pie de página, que hacen de esta publicación, más que una mera traducción, el fruto de un laborioso estudio analítico en profundidad del texto de Averroes. El grupo más numeroso lo constituyen las notas de carácter filológico, con las que se ponen de relieve las correspondencias con la terminología griega, las peculiaridades de los distintos traductores y autores árabes, etc., y así se ofrece un abundante material para el estudio de la formación del lenguaje filosófico árabe.

Para terminar, digamos que por nuestra parte sólo lamentamos una cosa en esta publicación: la omisión del capítulo 8, por otra parte bien justificada, pero que el lector desearía encontrar cuando piensa dirigirse a un comentario del libro Lambda. Se trata, en efecto, de un capítulo en el que se mezclan cuestiones astronómicas, y en el que tendríamos la oportunidad de ahondar en el Averroes científico. Es en dicho capítulo donde se encuentra aquella confesión referente a su proyecto juvenil de reformar la astronomía ptolemaica, desechando las excéntricas y los epiciclos. (A. P. M.)

Bibliografía

Los lectores interesados en una mayor profundización de los temas expuestos pueden consultar los trabajos siguientes:

SUSTITUCION DE NUCLEOTIDOS EN LA EVOLUCION DEL ADN

THE DIFFERENCE BETWEEN SPONTANEOUS AND BASE ANALOGUE INDUCED MUTATIONS OF PHAGE T4. E. Freese en *PNAS*, vol 45, págs. 622-633; 1959.

PSEUDOGENES AS A PARADIGM OF NEUTRAL EVOLUTION. W.H. Li, T. Gojobori y M. Nei en *Nature*, vol. 292, págs. 237-239; 1981.

SELECTION PRESSURES ON CODON USAGE IN THE COMPLETE GENOME OF BACTERIOPHAGE T7. P.M. Sharp, S.M. Rogers y D.J. McConnell en *J. Mol. Evol.*, vol. 1, págs. 334-367; 1985.

SEQUENCE EVOLUTION OF *DROSOPHILA* MITOCHONDRIAL DNA. D.R. Wolstenholme y D.O. Clary en *Genetics*, vol. 109, págs. 725-744; 1985.

FIBRONECTINAS

CELL ATTACHMENT ACTIVITY OF FIBRONECTIN CAN BE DUPLICATED BY SMALL SYNTHETIC FRAGMENTS OF THE MOLECULE. Michael D. Pierschbacher y Erkki Ruoslahti en *Nature*, vol. 309, n.º 5963, págs. 30-33; 3 de mayo de 1984.

BIOLOGICALLY ACTIVE SYNTHETIC PEPTIDES AS PROBES OF EMBRYONIC DEVELOPMENT. Jean-Claude Boucaut, Thierry Darribère, Thomas J. Poole, Hirohiko Aoyama, Kenneth M. Yamada y Jean Paul Thiery en *The Journal of Cell Biology*, vol. 99, n.º 5, págs. 1822-1830; 1984.

MOLECULAR BIOLOGY OF FIBRONECTIN. R. O. Hynes en *Annual Review of Cell Biology*, vol. 1, págs. 67-90; 1985.

¿ES SUPERSIMETRICA LÁ NATURALEZA?

THE PARTICLE CONNECTION. Christine Sutton. Simon & Schuster, 1984.

THE SEARCH FOR SUPERSYMMETRY: PROBING PHYSICS BEYOND THE STANDARD MODEL. Howard E. Haber y G. L. Kane en *Physics Reports*, vol. 117, n.os 2-4, págs. 75-263; enero, 1985.

HOPE GROWS FOR SUPERSYMMETRY. John Ellis en *Nature*, vol. 313, n.º 6004, págs. 626-627; 21 de febrero de 1985.

SUPERSYMMETRY-LOST OR FOUND? R. Michael Barnett, Howard E. Haber y Gordon L. Kane en *Nuclear Physics B*, vol. 267, n.os 3-4, págs. 625-678; 21 de abril de 1986.

EL NIÑO

RESOURCE MANAGEMENT AND ENVIRONMENTAL UNCERTAINTY: LESSONS FROM COASTAL UPWELLING FISHERIES. Dirigido por Michael H. Glantz y J. Dana Thompson en *Advances in Environmental Science and Technology*, vol. 11; 1981.

EQUATORIAL PACIFIC OCEAN CLIMATE STUDIES: PROGRESS AND PLANS, OCTOBER, 1985. Stanley P. Hayes. NOAA Environmental Research Laboratories Technical Report, 1986.

EL CORAZON, BOMBA DE SUCCION

DYNAMIC DETERMINANTS OF LEFT VENTRICULAR FILLING: AN OVERVIEW. Edward L. Yellin, Edmund H. Sonnenblick y Robert W. M. Frater en *Cardiac Dynamics*, dirigido por Jan Baan, Alexander C. Arntzenius y Edward L. Yellin. Martinus Nijhoff Publishers, 1980.

THE STRUCTURAL BASIS AND IMPORTANCE OF RESTORING FORCES AND ELASTIC RECOIL FOR THE FILLING OF THE HEART. E. H. Sonnenblick en *European Heart Journal*, vol. 1, suplemento A, págs. 107-110; 1980.

SKELETAL FRAMEWORK OF MAMMALIAN HEART MUSCLE: ARRANGEMENT OF INTER- AND PERICELLULAR CONNECTIVE TISSUE STRUCTURES. Thomas F. Robinson, Leona Cohen-Gould y Stephen M. Factor en *Laboratory Investigation*, vol. 49, n.º 4, págs. 482-498; octubre, 1983.

SELECCION SEXUAL EN LOS PAJAROS JARDINEROS

BOWER-BIRDS: THEIR DISPLAYS AND BREEDING CYCLES. Alan J. Marshall. Oxford University Press, 1954.

SEXUAL SELECTION: THE INTERFACE OF THEORY AND EMPIRICISM. S. Arnold en *Mate Choice*, dirigido por P. Bateson. Cambridge University Press, 1983.

THE EVOLUTION OF BOWER-BUILDING AND THE ASSESSMENT OF MALE QUALITY. Gerald Borgia, Stephen G. Pruett-Jones and Melinda A. Pruett-Jones en *Zeitschrift für Tierpsychologie/Journal of Comparative Ethology*, vol. 67, n.os 1-4, págs. 225-236; enero, 1985.

LOS MODERNOS MOLINOS DE VIENTO

WINDMILLS & WATERMILLS. John Reynolds. Praeger Publishers, 1970.

WIND-CATCHERS: AMERICAN WINDMILLS OF YESTERDAY AND TOMORROW. Volta Torrey. The Stephen Greene Press, 1976.

WINDMILLS. Suzanne Beedell. David & Charles Limited, 1979.

PUTNAM'S POWER FROM THE WIND. Preparado por Gerald W. Koeppl. Van Nostrand Reinhold Company, 1982.

LA PERCEPCION DEL MOVIMIENTO APARENTE

APPARENT MOVEMENT WITH "SUBJECTIVE" CONTOURS. V. S. Ramachandran, V. M. Rao y T. R. Vidyasagar en *Vision Research*, vol. 13, págs. 1399-1410; julio, 1973.

APPARENT MOTION. S. M. Anstis en *Handbook of Sensory Physiology: vol. 8*, dirigido por R. Held, H. Leibowitz y H. L. Teuber. Springer-Verlag, 1978.

PERCEPTUAL ORGANIZATION IN MOVING PATTERNS. V. S. Ramachandran y S. M. Anstis en *Nature*, vol. 304, n.º 5926, págs. 529-531; 1983.

JUEGOS MATEMATICOS

STEINER MINIMAL TREES. E. N. Gilbert y H. O. Pollak en *SIAM Journal of Applied Mathematics*, vol. 16, n.º 1, págs. 1-29; enero, 1968.

MINIMAL SURFACES REDISCOVERED. Rita M. Ehrmann en *The Mathematics Teacher*, vol. 69, n.º 2, págs. 146-152; febrero, 1976.

STEINER TREES FOR LADDERS. Fan Rong K. Chung y R. L. Graham en *Annals of Discrete Mathematics*, vol. 2, páginas 173-200; 1978.

SMART SOAP BUBBELS CAN DO CALCULUS. Dale T. Hoffman en *The Mathematics Teacher*, vol. 72, n.º 5, págs. 377-385, 389; mayo, 1979.

TALLER Y LABORATORIO

MULTIPLE IMAGES IN PLANE MIRRORS. Thomas B. Greenslade, Jr., en *The Physics Teacher*, vol. 20, n.º 1, págs. 29-33; enero, 1982.